

**Synthese eines Modells
für die
Helligkeits- und Farbtonerzeugung
des
visuellen Systems**

Hans-Dieter Bauer

1976

Synthese eines Modells
für die
Helligkeits- und Farbtonerzeugung
des
visuellen Systems

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades des
Fachbereiches Physik der
Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Hans-Dieter Bauer

München, 29. September 1975



1. Referend: Prof. Dr. R. Röhler
2. Referend: Prof. Dr. P. Wellmann

Tag der mündlichen Prüfung: 24.2.1976

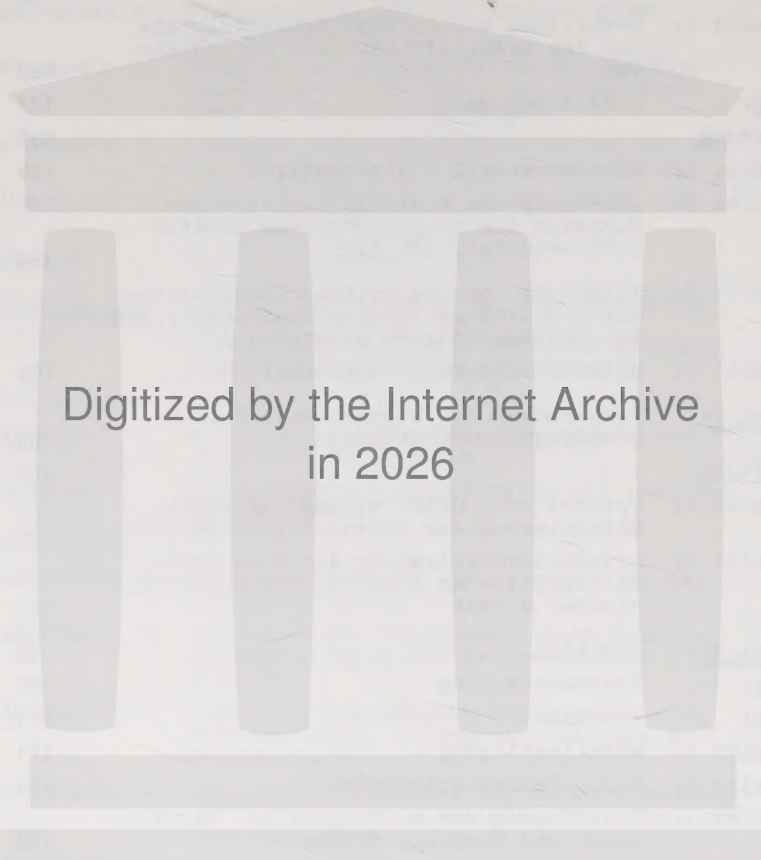
INHALTSVERZEICHNIS

Bemerkungen für den Leser

Vorwort	Seite	1
Einleitung		4
<u>Kapitel I:</u>	Experimente zur Helligkeitsübertragung	8
Abschnitt 1:	Aufgabenstellung	8
Abschnitt 2:	Versuch zur Bestimmung der chromatischen Hellanteile α , β , γ , δ und Ergebnisse	12
Abschnitt 3:	Minimal-Kontrast-Abgleich (MKA) zur Ausschaltung des chromatischen Helligkeitanteils	20
<u>Kapitel II:</u>	Strukturmodell für Farbton und Helligkeit	24
Einleitung		24
<u>Teil A:</u>	Rezeptoren, Adaptation und Kennlinien	28
Einleitung		28
Abschnitt 1:	Rezeptorkennlinien	28
Abschnitt 2:	Rezeptoradaptation - eine signaladaptive Regelung	31
<u>Teil B:</u>	Signalkodierung in der Retina: Rezeptive Felder - Modellabstraktionen aus elektrophysiologischen Daten, achromatischer Fall	37
Einleitung		37
Abschnitt 1:	Differenzkodierung in Bipolarzellen	37
Abschnitt 2:	Ganglienzell-Übertragung	45
	OFF-Ganglienzell-Übertragung	46
	Arbeitspunktssteuerung des Gegen-taktsystems durch reziproke Hemmung	48

<u>Teil C:</u>	Chromatische Rezeptive Felder und Farbton- erzeugung	51
Einleitung		51
Abschnitt 1:	Klasseneinteilung der Chromatischen Zelltypen	52
Abschnitt 2:	Struktur des Chromatischen Modell-Bipo- lar-Feldes. Invariante und Reine Farb- töne als Modellfolgerungen.	54
Abschnitt 3:	Intensitätsantwort-Eliminierung aus ei- nem Farbsignal - eine Modellforderung	58
Abschnitt 4:	Wirkungen von Rezeptor-Adaptation auf das Farbsignal	66
<u>Teil D:</u>	Das Gesamtschema	71
<u>Kapitel III:</u>	Quantitative Ausweitung des Strukturmo- dells von Kapitel II: Fundamental-Empfindlichkeitskurven und Wahrnehmungsgrundgröße Farbton	73
Einleitung		73
<u>Teil A:</u>	Fundamentalempfindlichkeitskurven des quantitativen Modells	76
<u>Teil B:</u>	Farbtonverrechnungsstruktur und ihre Ei- genschaften	79
Einleitung		79
Abschnitt 1:	Spektralfarbenzug - abgeleitet aus den Modell-FE-Kurven	81
Abschnitt 2:	Vergleich der trichromatischen Koeffi- zienten Wrights mit denjenigen des Modells	84
Abschnitt 3:	Kompensationsversuche von Hurvich und Jameson (1955) - Vergleich mit den Mo- dellaussagen	94
Abschnitt 4:	Bezold-Brücke-Effekt durch Übertragungs- nichtlinearität paralleler Farbton-Über- tragungskanäle	102
Abschnitt 5:	Farbtonschwellen	114
<u>Kapitel IV:</u>	Quantitative Ausweitung des Strukturmo- dells von Kapitel II für die Wahrneh- mungsgrundgröße Helligkeit	118
Einleitung		118
<u>Teil A:</u>	Theorie zur Helligkeitsübertragung	120

Abschnitt 1:	Ableitung des Farbhelligkeitssignals - Bestimmung der kortikalen achromatischen Korrektursignale, die den experimentellen Daten zuzuordnen sind	120
Abschnitt 2:	Herleitung der Farbhelligkeitssignale aus der Modellstruktur und den FE-Kurven	123
<u>Teil B:</u>	Kontrast-Modell	131
Einleitung		131
Abschnitt 1:	Kontrastmodell - Alternativen	135
Abschnitt 2:	Ableitung des Minimalkontrastes als Funktion der Wellenlänge aus unserem Kontrastmodell Abb. IV ₁₆	139
Abschnitt 3:	Ableitung von subjektiven Kontrasten - entsprechend kortikalen Signalen -, die vom Minimalkontrast abweichen	147
Abschnitt 4:	Heterochromatische Sehschärfe	150
<u>Kapitel V:</u>	Folgerungen aus unserer Modell-Ortsfrequenzübertragung	152
Einleitung		152
Abschnitt 1:	Chromatische Ortsfrequenzübertragung - Eliminierung der Intensitätskomponente	153
Abschnitt 2:	Ortmusterübertragung der Grundgröße Helligkeit - am Beispiel heterochromatischer Gitter	165
<u>Kapitel VI:</u>	Abschluß	167
<u>Teil A:</u>	Zusammenfassung	167
<u>Teil B:</u>	Ausblick	171
Abschnitt 1:	Modellsättigung	171
Abschnitt 2:	Farbenfehlsichtigkeiten	172
Abschnitt 3:	Übertragung von zeitabhängigen Signalen durch das visuelle System	173
Experimenteller Anhang		179
<u>Teil A:</u>	Optischer Aufbau	179
<u>Teil B:</u>	Meßmethoden (Ergebnisse der Vorversuche)	188
<u>Teil C:</u>	Apparaturen für die Vor- und Hauptversuche	190
Abschnitt 1:	Digitale Steuerung	190
Abschnitt 2:	Analoge Nachlaufsteuerung	192
Literaturverzeichnis		194



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555611_0079

Bemerkungen für den Leser

Um auch dem uneingeweihten Leser einen möglichst einfachen Zugang zu dieser Arbeit zu schaffen, geht jedem essentiell separierbarem Teil eine Einleitung voraus, die den bearbeiteten Stoff in einen allgemeinen Rahmen einordnet und die Bedeutung des Teils für das Ganze unterstreicht.

Die Summe der Einleitungen ergibt einen allgemeinen Überblick und bildet gleichermaßen eine detaillierte Zusammenfassung der gesamten Arbeit, die über die summarische Zusammenfassung (S.167) hinausgeht.

Aufgrund dieser Einleitungen kann der Leser -ohne den gesamten Text zu lesen- das für ihn Interessante herausfinden.

Synthese eines Modells für die Helligkeits- und Farbton- verarbeitung des visuellen Systems

Vorwort

Das visuelle System des Menschen wird mit den Begriffen und Methoden dreier Denksysteme analysiert. Diese unterschiedlichen Anschauungssysteme sind 1. die Physik, 2. die (Neuro-) Physiologie und 3. die Wahrnehmungspsychologie.

Die auf das visuelle System gerichtete Aufgabenstellung der Physik läßt sich folgendermaßen formulieren:

Gegeben ist ein Satz von Wahrnehmungsgrößen, z.B.: Farbton, Helligkeit, Sättigung, Bewegung, Lage, Tiefe, Muster.

Dann ist die Frage: Auf welche Art und Weise werden die Wahrnehmungsgrößen (mit ihren Eigenschaften) aus den physikalischen Parametern der Objektwelt gebildet ?

Dabei ist schon in der Fragestellung die Vorstellung enthalten, daß den zunächst nur psychologisch beschriebenen Wahrnehmungsgrößen meßbare cortikale Signale und Signalverteilungen bzw. -änderungen entsprechen, die von einer Wahrnehmungsinstanz als Meßinstrument gemessen und verarbeitet werden. Dadurch wird eine Verbindung zwischen Physik und Psychologie hergestellt: Psycho-Physik. Die Richtigkeit dieser zuerst ad hoc postulierten These wird durch die Ergebnisse der modernen Elektrophysiologie bestätigt. Durch ihre in den letzten 20 Jahren verfeinerte Experimentiertechnik konnten Daten gewonnen werden, die die Struktur von kybernetischen Modellen wesentlich beeinflussen müssen. Dieser Möglichkeit oder besser Notwendigkeit wird im theoretischen Teil dieser Arbeit sehr intensiv Rechnung getragen.

Im Laufe der Entwicklung der Psycho-Physik sind als Antwort auf die obige Frage viele Teilvorstellungen (vgl. Helmholtz, Maxwell, Newton, Mach, König, Schrödinger u.a.) entwickelt worden, die jedoch bis heute noch kein geschlossenes theore-

tisches Gebäude darstellen. Eines der vollständigsten Modelle der neueren Zeit ist das von Walraven (Walraven, 1962; Änderungen zitiert in Walraven 1973). Die Eigenart dieses Modells ist die konsequente Ausführung einer Zonentheorie, die die Synthese der Helmholtz'schen 3-Rezeptortheorie und der Heringschen Vorstellung der antagonistischen Rot/Grün-, Blau/Gelb- und Hell/Dunkel-Mechanismen bildet.

Leider finden sich auch in diesem Modell, das über die Beschreibung von Grundeigenschaften der Farbton- und Helligkeitswahrnehmungen nicht wesentlich hinausgeht, Widersprüche zu experimentellen Fakten und grobe Erklärungslücken, selbst innerhalb des gesteckten Rahmens. (Ähnlich wenig zufriedenstellend ist das Modell von Hassenstein (Hassenstein, 1967)). Man vermißt 1. Eine Vorstellung über die Adaptation der Rezeptoren und deren (Modell-) Wirkung.

2. Eine einwandfreie Erklärung des Entstehens und der Eigenschaften der Reinen Farben.
3. Eine mit den neurophysiologischen Erkenntnissen kompatible Verarbeitungsstruktur der retinalen Ganglienzellsignale, die die Wahrnehmungsgrundgröße Farbton erzeugt.

Man findet folgende Widersprüche zwischen den Modellvorstellungen der genannten Autoren und experimentellen Fakten:

4. Die angenommene Gültigkeit des Abney'schen Gesetzes (Additivität heterochromatischer Lichter) ist nicht richtig. Guth zeigt deutlich (Guth, 1969), daß erhebliche Nichtadditivität bei Mischung monochromatischer Lichter auftritt.
5. Die Annahme, daß die Rezeptorsignale eine lineare Funktion der 3 anzunehmenden Grundempfindlichkeiten sind, steht im Widerspruch zu elektrophysiologischen Ergebnissen von a. Weblin, 1970, b. Norman und Weblin, 1974, und Tomita, 1969. Die genannten Autoren beschreiben eine in weiten Leuchtdichtebereichen logarithmische Übertragungskennlinie.

* v. Kries hat schon 1882 eine solche Synthese vorgeschlagen.

Diese Lücken auszufüllen und die Widersprüche zu beseitigen, ist der Sinn dieser Arbeit. Damit ergeben sich aus den Punkten 1.-5. folgende Forderungen:

1. Es ist eine Modellvorstellung über die Rezeptoradaptation und deren Wirkung auf die Signalübertragung im Rahmen eines Gesamtmodells zu entwickeln.
2. Die Reinen Farben sind modellmäßig so zu erklären, daß ihrer psychologischen Beschreibung retinale bzw. cortikale Signale zugeordnet werden.
3. Die Modellverarbeitungsstruktur (insbesondere für Farbton) ist so aufzubauen, daß die gesicherten (elektro-) physiologischen Erkenntnisse darin enthalten sind.
4. Für die Wahrnehmungsgröße Helligkeit ist die Modellstruktur so einzurichten, daß die Verletzung des Abneyschen Gesetzes bei heterochromatischer Photometrie verständlich wird.
5. Für die Rezeptorübertragung ist im photopischen Bereich eine logarithmische Transformation anzunehmen (als Vorbedingung für die weitere Signalverarbeitung).

Einleitung

Die Gliederung der Arbeit richtet sich an der besonderen Aufgabenstellung aus so wie sie im Vorwort dargelegt ist.

Im Hinblick auf die geforderte Theorie der Helligkeitswahrnehmung werden im 1.Kapitel der Arbeit diejenigen Messungen beschrieben, die zur quantitativen Helligkeitsbeschreibung notwendig sind. Diese Messungen zeigen sehr deutlich, wie sich die Helligkeit eines Testreizes aus 2 Komponenten zusammensetzt - aus der achromatischen Helligkeit und aus der Farbhelligkeit -.

Im 2.Kapitel wird Material aus der Literatur kritisch gesichtet, welches uns als Grundlage einer Theorie dient, die die vorgenannten Mängel meidet. Dabei erfahren in fast allen Fällen bekannte experimentelle Fakten eine neue theoretische Aus- oder Umdeutung. Die Überlegungen dieses Kapitels resultieren in einer qualitativen Modellstruktur, in der die Grundprinzipien der Modell-Signal-Übertragung festgelegt sind (Abb.II₂₉). Die grundlegenden strukturellen Neuerungen, die sich schon hier gegenüber den genannten Modellen (Vorwort) ergeben, sind folgende:

a) Der Rezeptor (Zapfen) besitzt 2 hintereinandergeschaltete Empfindlichkeitsregelmechanismen. Durch die relative Schnelligkeit der zweiten Regelung ist ein nicht zu vernachlässigender Einfluß (nichtlinear) auf die folgende Signalverarbeitung zu erwarten. Das ist die Erfüllung der 1.Forderung. Zusätzlich wird als Erfüllung der 5.Forderung eine logarithmische Transformation angenommen.

b) Jeder Farbkanal (Zur Nomenklatur vgl. Walraven, 1962) besteht statt aus einem Kanal aus vier Unterkanälen, deren Antworten parallel zum Cortex übertragen werden. Durch eine der retinalen Kodierung folgende cortikale Verrechnung werden Intensitätsanteile der Antworten der Unterkanäle eliminiert. Das heißt, daß die reinen Gegenfarbsignale erst cortikal gebildet werden. Damit ist die dritte Forderung erfüllt.

c) Die Empfindungsgrundgröße Helligkeit wird ebenfalls erst cortical durch Verrechnung von parallel übertragenen Signalen erzeugt. Dabei wird zu dem achromatischen Signal, das bisher allein Helligkeit erzeugend gedacht wurde (von Walraven und Hassenstein), ein chromatischer Anteil addiert, der sich aus den absolut gewerteten corticalen reinen Farbsignalen zusammensetzt. Damit ist die 4. Forderung erfüllt.

Um die experimentellen Ergebnisse von Kap. I theoretisch beschreiben zu können, müssen die Farb- und die Helligkeitssignale quantitativ berechnet werden. In Kapitel III wird daher die Modellstruktur von Kap. II quantitativ ausgeweitet. Die Grundlage jeder quantitativen Theorie bildet neben einem Signalverrechnungsschema ein Satz von 3 Fundamentelempfindlichkeitskurven (abgekürzt: FE-Kurven). Da die in der Literatur angegebenen FE-Kurven gegeneinander widersprüchlich sind, werden wir gezwungen, einen neuen Satz von FE-Kurven anzunehmen. In Kapitel III werden 3 neue FE-Kurven aufgestellt, die -in Verbindung mit der oben erwähnten Adaptationstheorie (Punkt 1)- zu einer guten Beschreibung einer Reihe von Experimenten führen, deren Summe als experimentum crucis aufgefaßt werden kann.

Zunächst liefert die Struktur der Farbkanäle in Verbindung mit den FE-Kurven ein quantitatives Modell für die Wahrnehmungsgröße Farbton. Um die Richtigkeit dieses Modells zu zeigen, werden folgende 4 experimentelle Datensätze aus den Modellannahmen abgeleitet:

1. Die Wrightschen Farbmischdaten (Wright, 1936) -bei deren Messungen Farbadaptation nach obigen Vorstellungen eine nicht vernachlässigbare Rolle gespielt haben muß- werden abgeleitet. Durch unsere Erkenntnis, daß schnelle Farbadaptation (mit nichtlinearem Charakter bzgl. Fargleichungen) bei Farbmischexperimenten eine wesentliche Rolle spielt, werden die Widersprüche zwischen den FE-Kurven der Literatur verständlich.
2. Die Ergebnisse der Farbkompensationsversuche von Jameson und Hurvich (1955) -bei denen Farbadaptationseffekte nach

unserer Theorie auszuschließen sind- werden aus unseren FE-Kurven berechnet. Indiesem Zusammennang werden den Reinen Farben und den gemischten Farbtönen cortikale Signale zugeordnet. Das ist die Erfüllung der 2. Forderung.

Eine weitere Bestätigung für die Richtigkeit unserer FE-Kurven und der Farbton-erzeugenden Verschaltung ist

3. die theoretische Beschreibung des Bezold-Brücke-Effekts.

Dieser wird sowohl bei uns als auch bei Walraven grundsätzlich durch Übertragungsnichtlinearität erzeugt; allerdings tritt letztere in unserem Modell in anderen Übertragungskanälen auf als bei Walraven; außerdem wirkt sie bei uns auf die Differenzen von logarithmierten anstatt von linearen Eingangssignalen. Daher unterscheidet sich unsere Theorie grundsätzlich von der des genannten Autors.

Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit unserer FE-Kurven und der Signalverarbeitung ist

4. die Ableitung der Wellenlängenunterscheidungsfunktion. Die logarithmische Signaltransformation in den Rezeptoren ist auch hier für unser Modell wesentlich.

Durch die obigen Prüfungen 1.-4. haben wir uns von der Richtigkeit unserer FE-Kurven und unseres Modellschemas überzeugt. Dadurch, daß wir in der Lage sind, die aus der Reizung mit monochromatischen Lichtern resultierenden cortikalen Farbsignale berechnen zu können, haben wir die Voraussetzungen für die quantitative Modellbeschreibung der (Gesamt-) Helligkeit geschaffen.

In Kapitel IV werden die experimentellen Ergebnisse von Kap.I aus unserem Modell abgeleitet. Die gemessenen Farbhelligkeitsbeiträge werden gut durch die Modellgrößen angenähert, siehe Teil A.

In Teil B wird gezeigt, daß der Minimalkontrastabgleich nach Kap.I dem Flickerabgleich entspricht, wenn die von Wald (1967) bestimmte Inhomogenität der Fovea berücksichtigt wird.

Die Existenz eines Minimalkontastes verlangt nach einer Ausweitung des Modells zur Beschreibung der allgemeinen Kontrastübertragung. Ein Versuch, eine Theorie aufzustellen, die einen

chromatischen Kontrastanteil enthält, wurde 1971 von Kaiser, Herzberg und Boynton unternommen. Diese Theorie nimmt jedoch zu wenig Rücksicht auf physiologische Strukturen, so daß sie nicht angeben kann, wie der Minimalkontrast (Abkürzung: MK) als Funktion der Wellenlänge erzeugt wird.

Eine neuerliche Analyse der Daten der genannten Autoren führt in Teil C zu einem neuen quantitativen Kontrastmodell. Dieses kann auf der Grundlage unserer FE-Kurven und der Modellverschaltung der Retina den MK als Funktion der Wellenlänge vorhersagen.

Darüberhinaus finden Kontrastfunktionen von Farbkontrasten bei heterochromatischen Gittern, die 1970 von Hilz gemessen wurden, durch unser Kontrastmodell eine Erklärung.

Das nun schon sehr vollständige Modell erlaubt es, einige Voraussagen bezüglich der Ortsfrequenzübertragung von Farbtönen und Helligkeit zu machen. In Kapitel V wird gezeigt, daß das Übertragungsverhalten der kortikalen reinen Farbsignale sich aus den Bandpässen der parallelen Unterkanäle derartig zusammensetzt, daß in jedem Fall Tiefpassverhalten resultiert. Literaturdaten stimmen mit dieser Voraussage überein.

Ein bisher völlig unerklärtes Phänomen - die Ortsfrequenzverdopplung bei heterochromatischen Leuchtdichtemustern (vgl. Messungen von Green und Fast, 1971) findet durch unsere Modell-Helligkeitsübertragung eine einfache Erklärung.

In einem abschließenden Ausblick werden zwei mögliche Weiterentwicklungen unseres Modells auf der Basis der hier entwickelten Grundlagen diskutiert:

1. Die Modell-Formulierung der 3. Wahrnehmungsgröße - Sättigung - liegt auf der Hand.
2. Die Anwendung der Erkenntnisse der retinalen Kodierung und des Rezeptoraufbaus mit seiner Adaptation auf Farbfehlsichtigkeiten läßt hier eine widerspruchsfreie Modellformulierung erwarten.

Kapitel I: Experimente zur Helligkeitsübertragung

Abschnitt 1: Aufgabenstellung

Schon Hering ordnet seinen "Farbvalenzen" gewisse Wirkungen auf die Helligkeitsempfindung zu. So wird dem Rot und Gelb eine spezifisch aufhellende, dem Grün und Blau eine spezifisch verdunkelnde Wirkung zugeschrieben.

Einen sehr deutlichen Hinweis auf einen Beitrag der Farbigeit eines Reizes zu seiner Helligkeit entnehmen wir den unterschiedlichen Hell-Empfindlichkeitskurven, die bei Anwendung unterschiedlicher Gleichheitskriterien als Funktion der wellenlänge gewonnen werden. Abb. I₁ zeigt diese Funktionen (nach Wagner und Boynton, 1972) für Abgleich nach der Flickermethode und für Direkt-Abgleich. Man sieht, daß beim Direkt-Vergleich rote, grüne und blaue Helligkeiten gegen gelbe eine erhöhte Empfindlichkeit aufweisen.

Wir vermuten, daß beim Direkt-Vergleich (DV) eine spezielle Wirkung der Farbe auf die Helligkeit vorhanden ist; daß dagegen beim Flicker-Abgleich nur ein Nicht-Farb-Anteil (achromatischer Anteil) cortical ausgewertet wird. Diese Vermutung

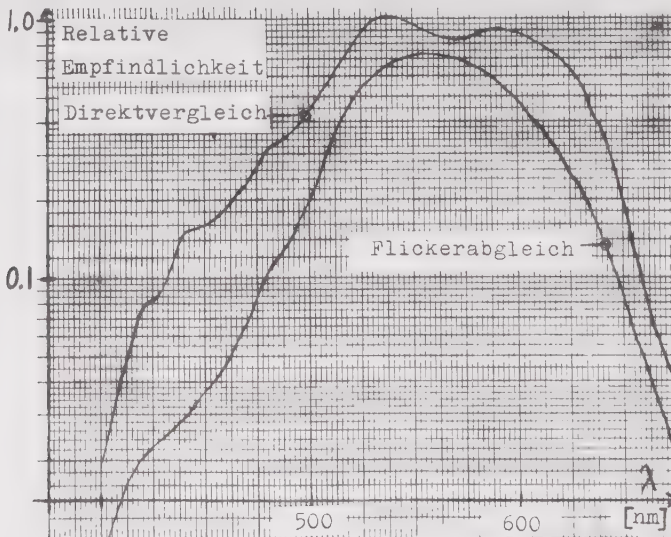


Abb. I₁ Relative spektrale Hellempfindlichkeitskurven bei Anwendung der Flickermethode und der Methode des Direktvergleichs (nach Wagner und Boynton, 1972).

liegt nahe, wenn wir die Natur des Flicker-Abgleichs betrachten - so wie sie sich der direkten Anschauung darbietet: Flicker-Abgleich heißt, daß ein jenseits der Farbflickerschwelle liegender Flickereindruck zu Null gemacht wird. Jenseits der Farb-Fusionsgrenze ist der Farbanteil der abzugleichenden Reize an einem Abgleich unwirksam.

Durch die -je nach Abgleichskriterium- unterschiedlichen Spektralempfindlichkeitskurven der Abb. I₁ zeigt sich direkt die Existenz eines chromatischen Hellanteils. Da die Funktionen jedoch nur relativ zueinander angegeben werden, kennen wir den Absolutanteil des chrom. Hellanteils nicht. Dieser wird in den unten beschriebenen Experimenten gemessen.

Neben den unterschiedlichen Empfindlichkeitskurven existiert noch indirekte Evidenz für die Existenz eines chromatischen Helligkeitsbeitrages: Die Wirkung eines solchen Beitrages auf Mischungen monochromatischer Reize würde das Abneysche Gesetz - $L(\lambda) = k \int V_{\lambda} N_{\lambda} d\lambda$: Additivität heterochromatischer Lichter - zerstören, da sich der chromatische Hellanteil, abhängig von der Farbe des Mischreizes, dem $L(\lambda)$ noch als nicht-additive Funktion von N_{λ} überlagern würde.

Die Gültigkeit des Abneyschen Gesetzes bei Benützung der Flickermethode ist hinreichend gesichert (vgl. Diskussion in Wagner und Boynton, 1972).

Die genannten Autoren konnten zeigen, daß die Additivität bei Anwendung der Minimalkontrast-Abgleichs-Methode ebenfalls erhalten bleibt.

In beiden Fällen kann gefolgert werden, daß nur die Nicht-Farb-Signale des achromatischen Systems zum Abgleich benutzt werden, so daß eine nichtadditive Farbsignalfunktion sich nicht auswirkt.

Bei Benutzung der dritten üblichen Abgleichsmethode des Direkten Vergleichs konnte Guth (Guth, 1969) zeigen, daß sehr starke Abweichungen von der Additivität ^{*}vorkommen. Er interpretiert diese Abweichungen als Wirkungen der Signale der von deValois gefundenen Farbzellen im CGL von Affen. Es ist ihm

* Kohirausch findet solche Abweichungen schon 1923.

allerdings nicht möglich, die effektiven Farbanteile an der Helligkeit aus seinen Daten zu berechnen.*

Zusammenfassend können wir folgende Feststellungen treffen: Aus den genannten Quellen geht hervor, daß die Helligkeit eines Reizes aus 2 Anteilen besteht: Aus einem achromatischen Anteil und einem chromatischen Anteil. Es wird jedoch nicht angegeben, wie groß der chromatische Anteil relativ zum achromatischen im gegebenen Fall ist oder wie man ihn berechnen kann. Das heißt, es fehlt eine Modellvorstellung, die quantitative Aussagen machen kann. Um eine solche entwickeln zu können, wurden die weiter unten beschriebenen Versuche durchgeführt.

Damit das Versuchsziel präziser formuliert werden kann, greifen wir dem Ergebnis von Kap.II vor und postulieren hier die dort entwickelte Verschaltung, die nach unseren Vorstellungen zum Wahrnehmungssignal "Gesamthelligkeit" führt: Abb. I₂. Danach wird der Absolutwert von Signalen gewisser cortikaler Farbverrechnungseinheiten mit parallelen afferenten Eingängen zu der Größe Farbhelligkeit summiert. Die Gesamthelligkeit setzt sich aus den Signalen des achromatischen Kanals und aus denjenigen der chromatischen Kanäle zusammen.

Es stellt sich die Frage: Wie groß ist der chromatische Anteil ($\alpha, \beta, \gamma, \delta$) an der Gesamthelligkeit eines Reizes in einer definierten Reizsituation?

Zur Beantwortung dieser Frage wurden die im folgenden Abschnitt beschriebenen Versuche unternommen.

* Das in Kap.II entwickelte Modell zeigt, daß eine solche Berechnung auf grundsätzliche Schwierigkeiten stößt, die von der essentiell nichtlinearen Verarbeitung des chromatischen Helligkeitsbeitrages herrührt.

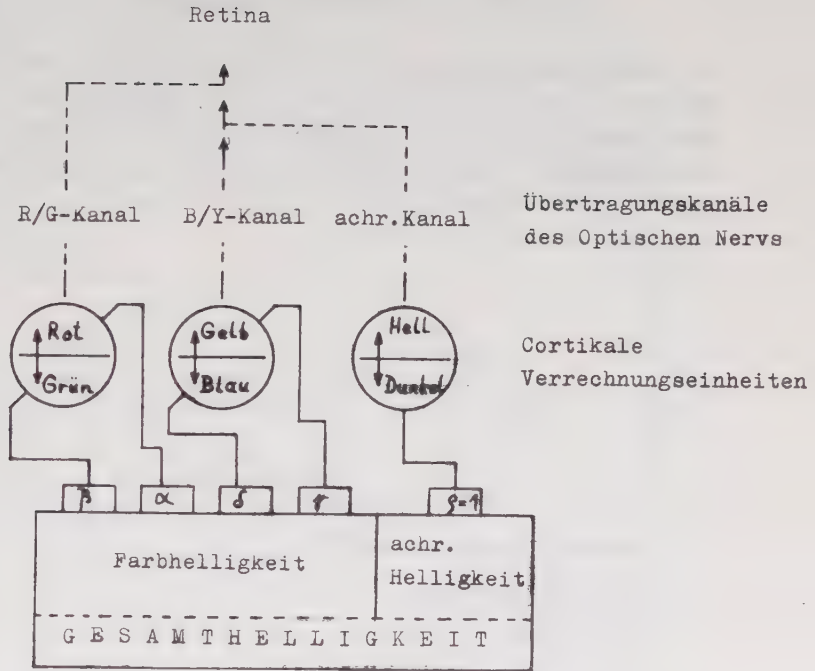


Abb. I₂ Schema für Helligkeitsverarbeitung

Die Gesamthelligkeit setzt sich aus den Signalen des achromatischen Kanals und aus denjenigen des chromatischen Kanals zusammen. Die chromatischen afferenten Signale werden - mit Faktoren $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ bewertet - zu einer neuen Größe, zur Farbhelligkeit, addiert.

Abschnitt 2: Versuch zur Bestimmung der chromatischen Helligkeitsanteile $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ und Ergebnisse

wir wählen einen Reiz mit dem Durchmesser $\phi = 1^\circ$, der sich in einem großen Umfeld befindet ($\phi = 10^\circ$ Durchmesser). Durch das Umfeld wird eine annähernd konstante Adaptation der mittleren 1° -Testfläche eingestellt, wenn Augenbewegungen vorhanden sind.

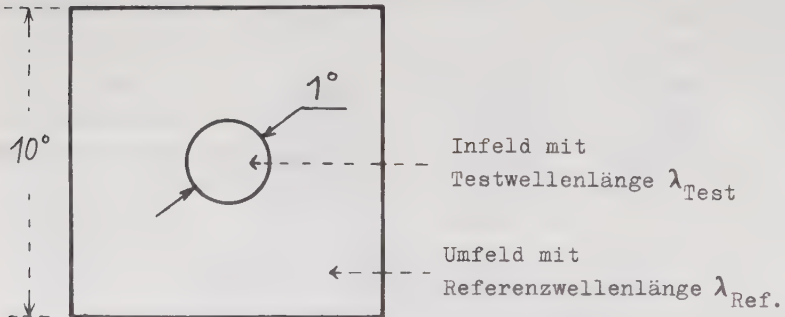


Abb. I₃ Reizanordnung

Helligkeitswerte werden nicht absolut übertragen, sondern nur differenziell in Bezug auf einen anderen (Referenz-) Reiz (vgl. dazu Kap. II B₁). Bei der gewählten Reizanordnung bildet das Umfeld diese Referenz. Die Erzeugung der Gesamthelligkeit läßt sich damit folgendermaßen erklären:

- Das achromatische System stellt eine Differenz $\Delta_{\text{achrom.}}$ zwischen Testreiz und Referenzreiz fest.
- Das chromatische System liefert ein Farbsignal $\Delta_{\text{chrom.}}$. Die Summe der Differenzen $\Delta_{\text{chrom.}} + \Delta_{\text{achrom.}}$ bestimmt die Helligkeitsänderung des Testreizes in Bezug auf das Referenzumfeld und damit die Helligkeit des Testfeldes. Falls diese Vorstellungen richtig sind, erkennt man nun eine Möglichkeit, die obige Frage nach dem Anteil der chromatischen Helligkeit experimentell zu beantworten:

Wir stellen einen Helligkeitsabgleich zwischen Test- und Referenz-Feld her
zuerst unter der Bedingung, daß die chromatische Differenz abgleichsunwirksam ist,
zum zweiten unter der Bedingung, daß die chromatische Differenz zum Abgleich beiträgt.
Die Differenz der unterschiedlichen Abgleichsintensitäten des Testreizes ist ein Maß für das chromatische Hellsignal Δ_{chrom} : Farbhelligkeit

Reizkonfiguration

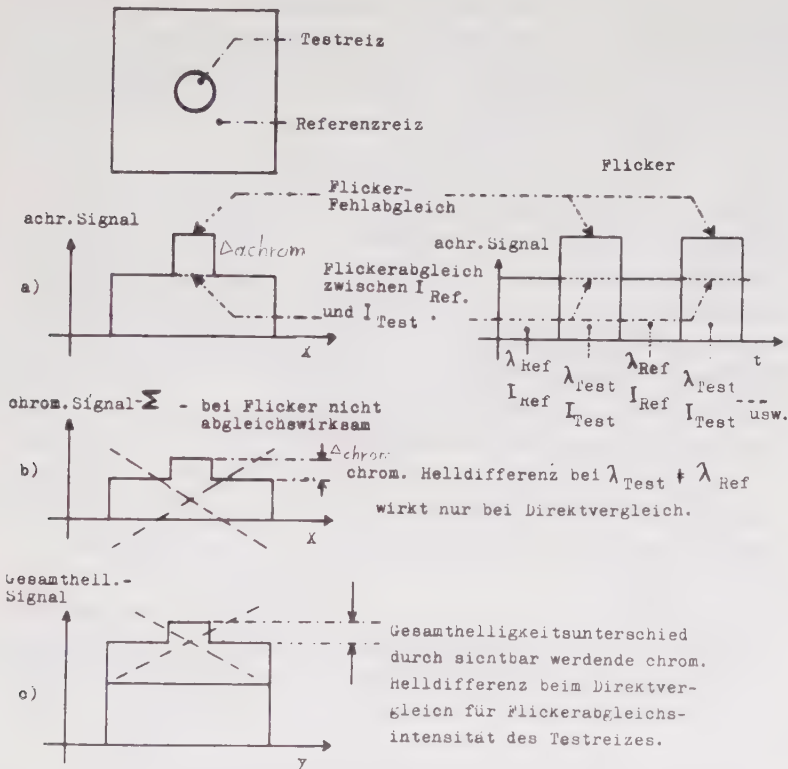


Abb. I_{4a,b,c}

Helligkeitsabgleich durch Flickerkriterium
Die konstante Umfeldreferenz bildet in diesem Fall ebenfalls die Infeldflickerreferenz. Auf der Ordinate sind die wirksamen corticalen Signale aufgetragen.

Im einzelnen gehen wir folgendermaßen vor:

1. Wir stellen einen Helligkeitsabgleich zwischen Test- und Referenz-Feld her. Die Signale der chromatischen Kanäle werden durch die Verwendung der Flickermethode beim Abgleich unwirksam. Geflickert wird der Testreiz mit dem im Infeld eingeblendeten Referenzreiz (Abb. I_{4a}). Die Referenzintensität bleibt während einer Meßreihe konstant; die Abgleichsintensität des Testreizes wird gemessen: $I_{\text{Test, Flickerabgleich}}$.

Ein Abgleich für die achromatischen Zellen (Abb. I_{4a}) hat bei einem sichtbaren Farbunterschied zwischen Test- und Referenz-Reiz i. a. einen Fehlabbgleich für die chromatischen Helligkeitswerte zur Folge (Abb. I_{4b}). Dieser wird im zweiten Versuchsschritt sichtbar:

2. Durch Änderung des Abgleichkriteriums lassen wir den chromatischen Helligkeitsanteil sichtbar werden: Statt des Flickerabgleichs machen wir jetzt einen Direktvergleich; d. h., wir vergleichen den zeitlich konstanten Testreiz im Infeld mit dem zeitlich konstanten Referenzreiz im Umfeld. Bei der Flickerabgleichsstellung der Intensität des Testreizes erscheint dieser im jetzigen stationären Zustand heller.*
3. In einem dritten Schritt kompensieren wir die im Direktvergleich zusätzlich gewonnene Farbhelligkeit durch Reduktion der Testreizintensität, bis wir einen Direkt-Abgleich erreicht haben (Abb. I₅). Diese Intensität wird gemessen.

Bei linearer Überlagerung von chromatischen und achromatischen kortikalen Hellsignalen erzeugt die obige Intensitätsänderung ein dem chromatischen Signal Δ_{chrom} entgegengesetztes achromatisches Signal Δ_{achrom} , so daß

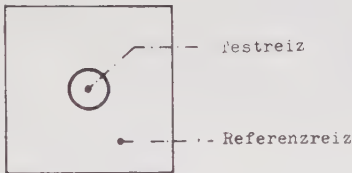
$$\Delta_{\text{chrom.}} - \Delta_{\text{achrom.}} = 0$$

* Der Helligkeitszuwachs des Testreizes für z. B. $\lambda_{\text{Test}} = 650\text{nm}$ (rot) bei einem Referenzreiz mit $\lambda_{\text{Ref}} = 588\text{nm}$ (gelb) ist beachtlich, so daß die Versuchsperson spontan ihr Erstaunen ausdrückt.

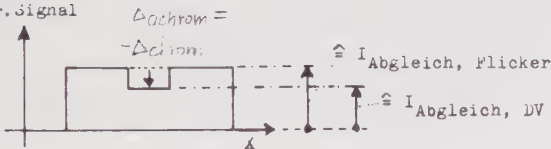
D.h., daß der chromatische Helligkeitsbeitrag (Farbhelligkeit) gerade der achromatischen Kompensationsdifferenz entspricht.

Da nur die relativen Bezüge der Intensitätsabgleichwerte interessieren, werden sie in beliebigen Einheiten gemessen. Die Testfeldintensität für den achromatischen Abgleich (Flicker) wird auf 100% normiert. Die Intensität des Gesamt-
abgleichs (Direktvergleich) wird darauf bezogen (vgl. Abb. I₆).

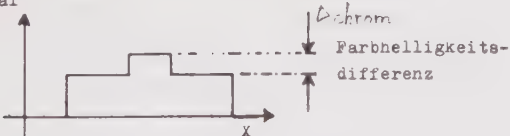
Reizkonfiguration



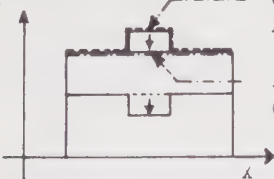
achr. Signal



Farbhelligkeit-Signal



Gesamthelligkeits-Signal



Flickerabgleichswerte erzeugen beim DV diesen Fehl-
abgleich

Der DV-Abgleich ist ein Gesamthelligkeitsabgleich

(Abb. I₅

Helligkeitsabgleich durch Direktvergleich (DV). Die beim Flickerabgleich gewonnenen Intensitätswerte von Test- und Referenz-Reiz erzeugen beim DV einen Fehl-
abgleich. Dieser

wird mit dem Kriterium des DV's durch Erniedrigung der Testreizintensität in einen Abgleich umgewandelt.

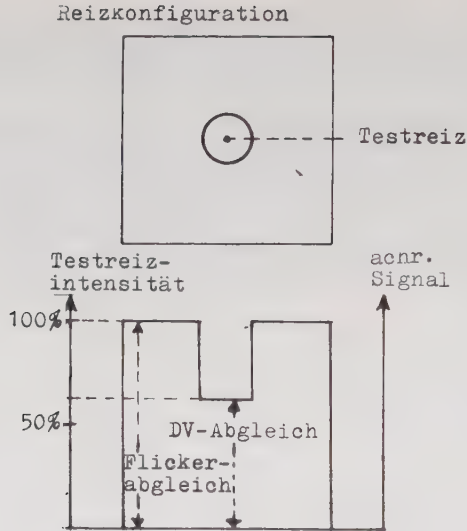


Abb. I₆ Auswertung der Messungen

Die Meßwerte werden so normiert, daß die Intensität des Testreizes bei Flicker-abgleich 100 % entspricht.

Die beschriebenen Versuche wurden für 3 verschiedene Referenzwellenlängen durchgeführt.: Für $\lambda_{Ref} = 650\text{nm}$, $\lambda_{Ref} = 450\text{nm}$ und für $\lambda_{Ref} = 588\text{nm}$.

Für einen festen Referenzreiz konnte eine Versuchsserie mit je 3 Einstellungen pro Meßpunkt im Laufe eines Tages durchgeführt werden.

Die Meßpunkte der Abb. I_{7,8,9} sind das arithmetische Mittel aus den Meßwerten dreier Meßreihen, die jeweils mehrere Tage auseinanderliegen.

Das eingezeichnete Fehlermaß ist die Standardabweichung $\pm \sigma$ der Gaußschen Fehlerverteilung. Die Fehler sind relativ groß, da Schwankungen des Beobachterkriteriums zwischen den verschiedenen Versuchsserien durch deren zeitliche Trennung starken Einfluß haben.

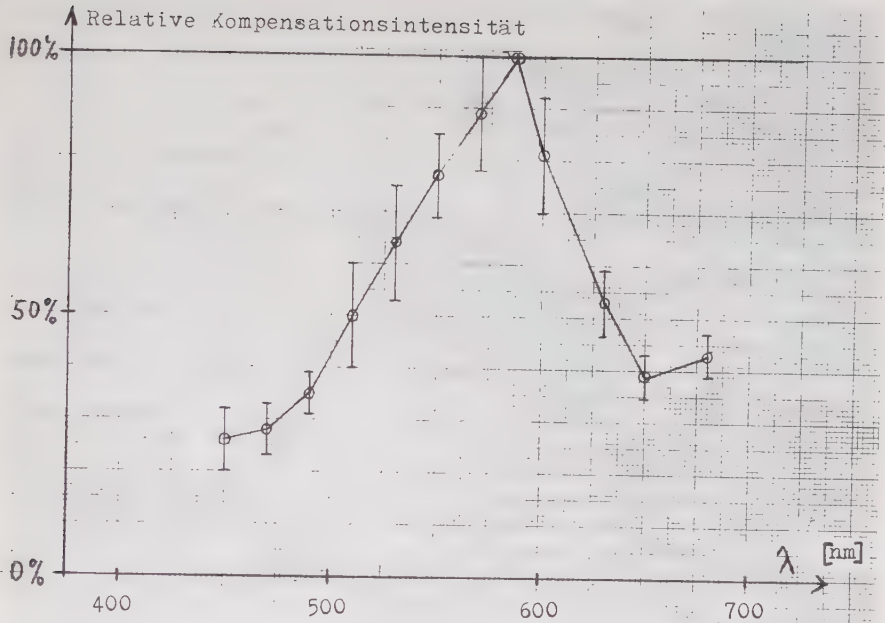


Abb. I₇ Kompensationsintensität für Messungen mit der Referenzwellenlänge $\lambda_{\text{ref}} = 588 \text{ nm}$. Die Intensitätswerte für den Direkt-Abgleich sind bezogen auf die Flickerabgleichs-Intensität des Testreizes, die 100% entspricht. Der eingezeichnete Fehler ist die Standardabweichung. Ein Meßpunkt ist das Ergebnis von 9 Einzelmessungen.

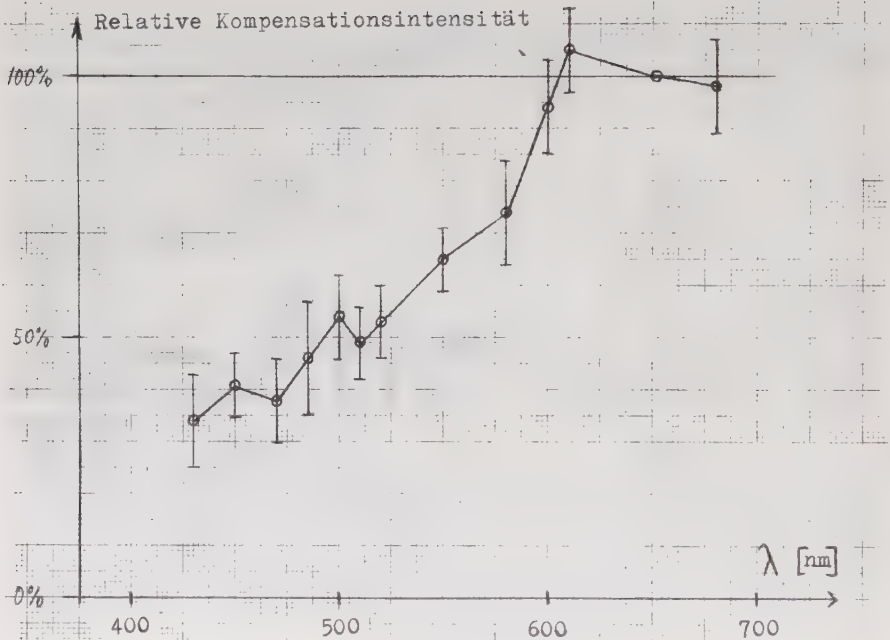


Abb. I₈ Kompensationsintensität für Messungen mit der Referenzwellenlänge $\lambda_{\text{ref}} = 650 \text{ nm}$. Die Intensitätswerte für den Direkt-Abgleich sind bezogen auf die Flickerabgleichs-Intensität des Testreizes, die 100% entspricht. Der eingezeichnete Fehler ist die Standardabweichung. Ein Meßpunkt ist das Ergebnis von 9 Einzelmessungen -verteilt auf 3 zeitlich getrennte Meßreihen.

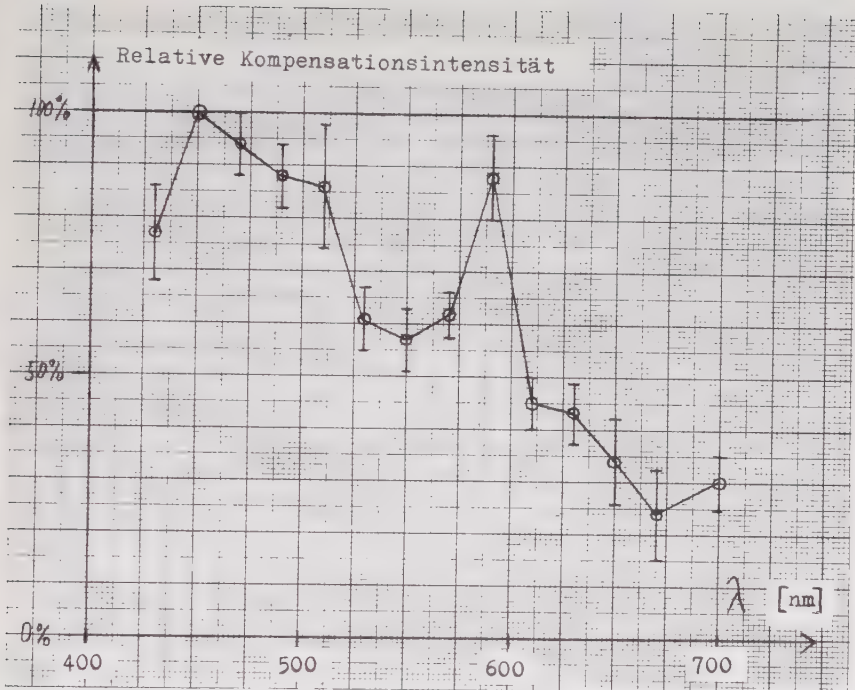


Abb. I₉ Kompensationsintensität für Messungen mit der Referenzwellenlänge $\lambda_{\text{ref}} = 450 \text{ nm}$. Die Intensitätswerte für den Direkt-Abgleich sind bezogen auf die Flickerabgleichsintensität des Testreizes, die 100% entspricht. Der eingezeichnete Fehler ist die Standardabweichung. Ein Meßpunkt ist das Ergebnis von 3 Einzelmessungen einer Meßreihe.

Abschnitt 3: Minimal-Kontrast-Abgleich (MKA) zur Ausschaltung des chromatischen Helligkeitsanteils

Wagner und Boynton zeigten 1972, daß Messungen der Spektralempfindlichkeit des visuellen Systems mit der MKA-Methode dieselben Ergebnisse liefern wie die Flickermethode. Eine weitere Eigenschaft ist beiden Methoden gemeinsam: Ihre Leuchtdichtemeßwerte zeigen bei heterochromatischer Photometrie die Eigenschaft der Additivität (Boynton & Kaiser, 1968). Diese Äquivalenz legt es nahe, auch die MKA-Methode zur Ausschaltung des chromatischen Hellanteils zu verwenden. In Vorversuchen konnte jedoch mit zwei Halbfeldern allein (Abb. I_{10a}) kein Kriterium gefunden werden, das demjenigen entsprach, das von den vorgenannten Autoren als "minimum distinct border"- Kriterium beschrieben wird (s. auch Kaiser, Herzberg und Boynton 1971).

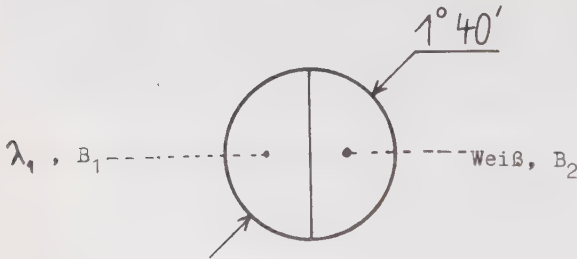


Abb. I_{10a} Testfeld für MKA nach Boynton (1973)
Die beiden großen Halbfelder werden
ohne Umgebung dargeboten.

Fry berichtet (Fry, 1974), daß er bei zwei Halbfeldern keinen Unterschied zwischen MKA und Direktvergleich gefunden habe im Gegensatz zu Boynton (Boynton, 1973). Möglicherweise hat er wie wir bei Halbfeldern ohne Umgebung das MKA-Kriterium nicht gefunden. Hilz (pers. Mitteilung 1974) stimmt mit Fry überein.

Erst die Einführung eines Hintergrundes (Abb.I_{10b}) ermöglicht es, eine minimal deutliche Kante zwischen beiden Halbfeldern als Kriterium zu erkennen und einzustellen. Dies gelingt jedoch nur dann, wenn horizontale Augenbewegungen vermieden werden und die Fixationspunkte sich nur längs der vertikalen Kante bewegen. Die Einstellung: Minimalkontrast wird wegen dieser Bedingungen als sehr schwer empfunden.

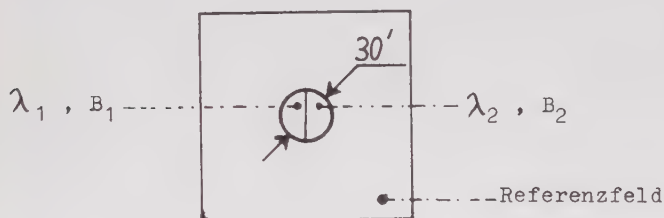


Abb.I_{10b} Testfeld für MKA bei den eigenen Versuchen

Die Messungen wurden durchgeführt mit denselben Referenzwellenlängen und Intensitäten wie die bei den Flickerabgleichen in Abschnitt 2 benutzten. Die Kante zwischen den beiden Bipartit-Feldern wird auf minimale Sichtbarkeit eingestellt und die Intensität des Testfeldes gemessen. Ohne die Reizkonfiguration zu ändern, werden in einem 2. Schritt die Intensitätswerte für den Direkt-Abgleich gemessen. Die Auswertung der Meßdaten erfolgt wie in Abb.I₆ beschrieben: Die Meßwerte des Direkt-Abgleichs werden so normiert, daß die Intensität des Testreizes bei Minimal-Kontrast-Abgleich (MKA) 100% entsprechen.

Abb.I_{11,12} zeigen die Helligkeitsänderungen des Direkt-Abgleichs in Bezug auf die MKA-Werte. Man sieht, daß die Ergebnisse für Rot- ($\lambda = 650\text{nm}$) und Gelb- ($\lambda = 588\text{nm}$) Referenz mit den Flicker-bezogenen Werten der Abb.I₇ und I₈ innerhalb der Fehlergrenzen übereinstimmen. Die MKA-Messung für Blau-

-($\lambda = 450\text{nm}$)-Referenz liefert keine reproduzierbaren Ergebnisse. Daher geben wir keine Messkurven für diese Referenzwellenlänge an.

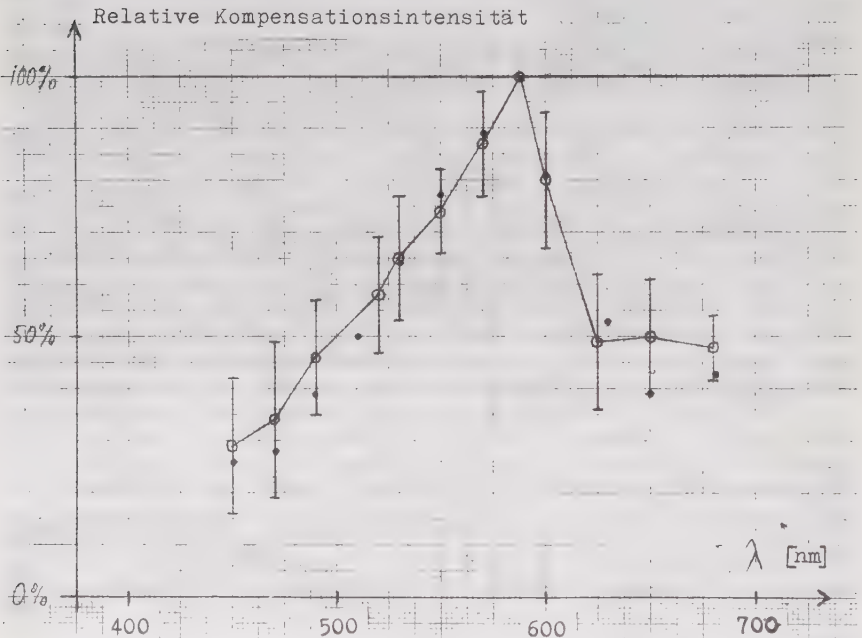


Abb.I₁₁ Kompensationsintensität für Messungen mit der Referenzwellenlänge $\lambda_{\text{ref}} = 586 \text{ nm}$. Die Intensitätswerte für den Direkt-Abgleich sind bezogen auf die MKA - Intensität des Testreizes, die 100% entspricht. Der eingezeichnete Fehler ist die Standardabweichung. Ein Meßpunkt ist das Resultat von 6 Einzelmessungen -verteilt auf 3 zeitlich auseinanderliegende Meßreihen.

Die fett gezeichneten Punkte sind die Meßwerte der Abb.I₇.

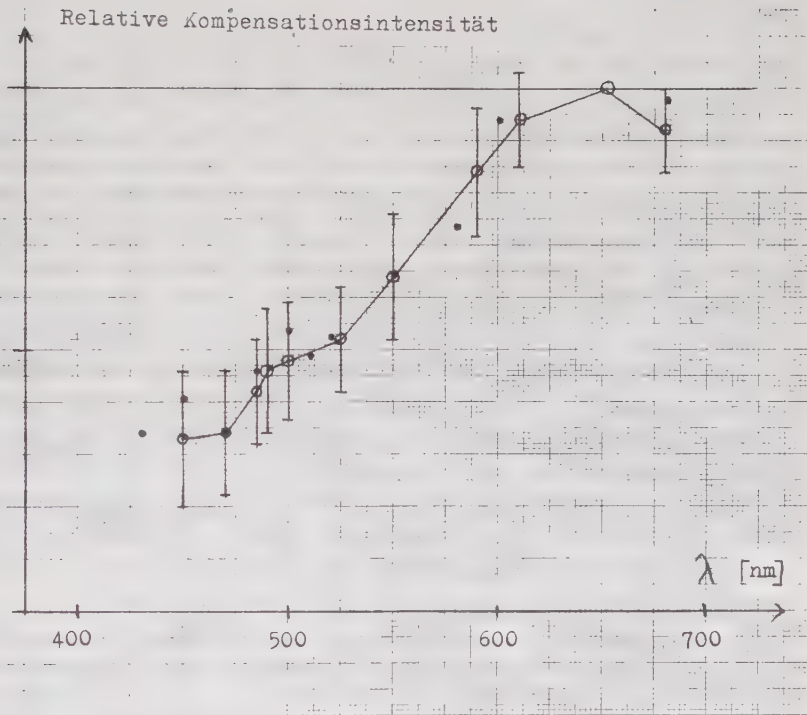


Abb. I₁₂ Kompensationsintensität für Messungen mit der Referenzwellenlänge $\lambda_{\text{ref}} = 650 \text{ nm}$. Die Intensitätswerte für den Direkt-Abgleich sind bezogen auf die MKA - Intensität des Testreizes, die 100% entspricht. Der eingezeichnete Fehler ist die Standardabweichung. Ein Meßpunkt ist das Resultat von 9 Einzelmessungen -verteilt auf 4 zeitlich auseinanderliegende Meßreihen.

Die fett gezeichneten Punkte sind die Meßwerte der Abb. I₈.

Kapitel II: Strukturmodell für Farbton und Helligkeit

Einleitung:

Die Aufstellung einer Modellstruktur für ein biologisches System kann unter verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen. Die im Vorwort genannten Modelle von Walraven und Hassenstein gehen von der linearen Approximation aus und betrachten das Gesamtsystem als ein lineares System. Die physiologisch-physikalische Einzelstruktur des visuellen Systems wird weitgehend vernachlässigt. Diese grobe Vereinfachung zugunsten einer mathematisch einfach zu behandelnden Modellstruktur hat zur Folge, daß wesentliche Eigenschaften des visuellen Systems modellmäßig überhaupt nicht erfasst werden. Insbesondere Fragen der Systeminvarianz gegen Adaptation bleiben völlig unbeantwortet. Um diesen Mangel zu beseitigen, greifen wir das Modellformulierungsproblem nicht in erster Linie nach beschreibungstechnisch vereinfachenden Gesichtspunkten an, sondern bemühen uns, in sinnvollem Maße der physiologisch erkannten biologischen Struktur gerecht zu werden.

Wenn wir uns nicht *a priori* auf den Standpunkt stellen, eine lineare Näherung sei der Systemstruktur adäquat, sind wir gezwungen, sämtliche Nichtlinearitäten des Übertragungsweges zu bestimmen. Ein Modellansatz nach diesem Muster wird durch die Ergebnisse der Elektrophysiologie der letzten Jahre ermöglicht. Allerdings sind auch diese Ergebnisse sehr lückenhaft. Daher werden wir im folgenden einerseits die Elektrophysiologie des visuellen Systems zwar als Leitfaden benutzen, andererseits aber die Lücken durch übertragungstechnische Forderungen, bzw. Postulate, ausfüllen.*

* Diese Art des Vorgehens schafft automatisch eine enge Zuordnung von physiologischen Strukturen und Modellstrukturen. Die Wirkung der Retina wird explizit von der Wirkung höherer Systeme getrennt.

Wir fassen im folgenden die wesentlichen Konsequenzen zusammen, die sich aus unserer Interpretation der gesammelten Daten anderer Autoren ergeben ^{*} und die über die bisherigen Auffassungen hinausgehen.

- a) Die Rezeptoreigenschaften bestimmen ganz wesentlich die Eigenschaften des Gesamtsystems - insbesondere bezüglich der Farbübertragung. Durch die Einbeziehung der sogenannten neuronalen Rezeptoradaptation in unser Modell ergeben sich weitreichende Konsequenzen: Da diese Adaptation sehr schnell abläuft (0,5 sek.)-vgl. Norman und Werblin, 1974 - , schließen wir, daß eine nichtlineare Wirkung bei Farbmisch-(abgleichs)experimenten nicht zu vernachlässigen ist (weitere Diskussion in Kapitel III).
- b) Durch ein quantitatives Rezeptorregelungsmodell in Verbindung mit der Differenzkodierung der logarithmierten Eingangssignale in den nachfolgenden Bipolarzellen werden überhaupt erst die Voraussetzungen für ein Verständnis der Stabilität der Farbtonübertragung gegen Änderung des Eingangssignalniveaus (vgl.c) geschaffen. Die gesamte Adaptations-Regel Einheit unseres Modells besteht aus 2 signaladaptativen Reglern in Parallelschaltung.
- c) Aus den Versuchen von Norman und Werblin ist zu entnehmen, daß die Rezeptorausgangssignale, die die direkte und die laterale Komponente des Rezeptiven Feldes der Bipolar-Zelle bilden, sich linear vor der Bipolar-Zelle überlagern. Wir folgern daraus, daß bei Beschreibung der Ortsfrequenzübertragungseigenschaften einer Bipolarfaser eine Beschreibung durch lineare Systemtheorie möglich ist, wenn die Impulsreaktion als Antwort auf die logarithmierten Eingangssignale angesetzt wird (wegen der log.-Transformation des Rezeptors).

* Die Reihenfolge der in den nachfolgenden Abschnitten durchgeführten Analyse richtet sich einerseits an der fortschreitenden Signalverarbeitung aus: Rezeptoren → Rezeptives Feld der Bipolarzelle → Ganglienzelle → cortikale Auswertung und geht andererseits vom Einfachen zum Komplexen über:
1 Musterkanal → Verarbeitung paralleler Kanal-Signale.

Der Struktur des Rezeptiven Bipolarfeldes wird in unserem Modell eine weitere Eigenschaft zugeschrieben: Eine gleichgewichtete Summation von Feldzentrumseingängen und Feldperipherieeingängen eliminiert durch lineare Differenzbildung mögliche Auswirkungen der sich durch Adaptation ständig ändernden Arbeitspunkte der Rezeptoren. Die afferenten Signale werden dadurch und nur dadurch systemzustands-invariant.

- d) Die derartig geregelten und kodierten Eingangssignale, die in Form von graduierten Potentialen vorliegen, werden bekannterweise durch die Ganglienzellen in eine Impulsdichte umgesetzt. Versuche von Norman und Werblin(s.o.) zeigen, daß hier der Dynamikbereich der afferenten Signale festgelegt wird. Wegen der Differenzkodierung in den Bipolarzellen wird dadurch der Maximalwert eines unkomprimiert übertragenen Objektkontrastes in gegebenem Arbeitspunkt festgelegt. Die Begrenzung der Signalamplitude durch Ganglienzellsättigung hat spezielle Konsequenzen bei der Farbtonberechnung nach unserem Modell: Eine unsymmetrische Signalverzerrung der Differenz der logarithmierten Eingangssignale bildet die Grundlage für den Bezold-Brücke-Effekt (vgl. Kapitel III).
- e) Die Existenz von ON-Zellen und OFF-Zellen ließ Jung und andere vermuten (in: Handbook of Physiology), daß Inkremente durch das ON-System und Dekremente durch das OFF-System übertragen werden. Wir führen diesen Gedanken weiter und fassen beide Systeme modellmäßig als Gegentaktsystem auf. (Notwendigkeit eines symmetrischen Dynamikbereiches). Zur Eindeutigkeit der Signale und zur optimalen Dynamikausnutzung postulieren wir eine reziproke Hemmung von Systemen, die ein und denselben Ort auf der Retina repräsentieren. Diese Modellvorstellung erlaubt es uns, die Übertragung von Negativ-Kontrasten modellmäßig zu erfassen (Veröffentlichung in Vorbereitung).
- f) Um aus den elektrophysiologisch definierten Farbzellsignalen (Hubel & Wiesel 1966, de Valois 1966, Michael 1968) die intensitätsinvariante (1. Näherung) Modellgröße Farbton berechnen zu können, muß eine cortikale Parallelverschal-

tung von 4 Unterkanälen für den Blau/Gelb -und den Rot/Grün-kanal postuliert werden:

Das bedeutet, daß die Wahrnehmungsgröße Farbton sowohl qualitativ als auch quantitativ erst kortikal definiert ist. Durch die strenge Bezugnahme auf physiologische Strukturen ist damit eine Differenzierung von retinaler und kortikaler Signalverarbeitung im Gegensatz zu den vorgenannten Modellen nicht nur möglich sondern auch nötig geworden. Der Bezold-Brücke-Effekt (vgl.Kap.III) beruht gerade auf der Existenz der Unterkanäle mit definierter Kennlinien-Nichtlinearität und folgender kortikaler Verrechnung, die Intensitätsanteile der Unterkanalsignale eliminiert.

- g) Mit den genannten Strukturen (a-f) als Voraussetzung ergibt sich aus unserer Analyse spezieller psychophysischer Versuche von Gerrits (Gerrits, 1970), daß Helligkeit auch durch die Aktivität von Farb-Off-Zellen erzeugt werden kann -unabhängig von der Aktivität der achromatischen Zellen. Daraus folgt die Modellverarbeitungsstruktur für die Wahrnehmungsgrundgröße Helligkeit. Diese entsteht im Gegensatz zu den Auffassungen von Walraven und Hassenstein (s.o.) aus 2 Komponenten, die sich überlagern: Zu einem achromatischen Hell-Signal tritt ein chromatisches Hell-Signal (wir nennen es Farbhelligkeit) hinzu, das durch Parallelverrechnung der kortikalen reinen Farbsignale (Farbton) gewonnen wird.

Teil A : Rezeptoren, Adaptation und Kennlinien

Einleitung

Den Rezeptoren kommt als Eingangsstufe des visuellen Systems eine besondere Bedeutung zu, da in ihnen eine gleitende Arbeitspunktregelung verwirklicht ist, die es ermöglicht, sehr unterschiedliche Eingangssignale zu verarbeiten.

Um die Rezeptoren als Modellbausteine verwenden zu können, sind zwei Fragen zu beantworten:

1. Wie sieht die Kennlinie bei festgehaltenen Arbeitspunkten für verschiedene Intensitäten aus ? -und wodurch wird sie bestimmt ?
2. Wie arbeitet die Regelung, die eine Membransättigung verhindert ?

Wir versuchen, an Hand einer Literaturdiskussion diese Fragen zu beantworten. Abschnitt 1 beantwortet die erste Frage, Abschnitt 2 die zweite Frage.

Abschnitt 1 : Rezeptorkennlinien

1974 leiteten Norman und Werblin beim Mudpuppy (Molchart: *Necturus maculosus* ; wegen sehr großer Rezeptorzellen ist die intrazelluläre Ableitung erleichtert) das Zapfen- und das Stäbchenpotential intrazellulär ab. Ihr Hauptergebnis ist in Abb.II₁ dargestellt. Man sieht, daß in den gezeichneten Arbeits-

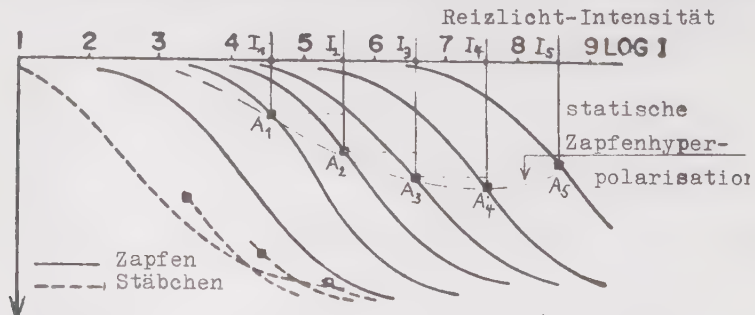
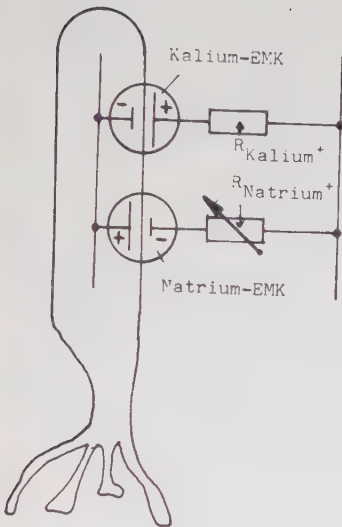


Abb.II₁ Rezeptorkennlinien (nach Norman und Werblin, 1974). I₁-I₅ sind Ruheintensitäten, die zu den gezeichneten Ruhearbeitspunkten (Karos) führen.

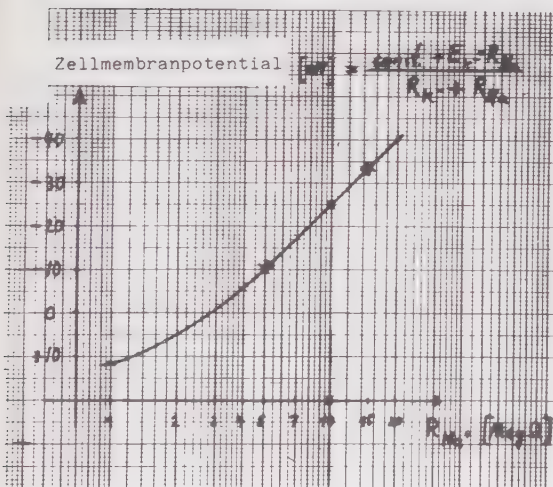
Abb. II_{2a} Arbeitsweise eines
Vertebraten-Photorezeptors
(Ersatzschaltbild der
Membran)



Durch eine Kalium-EMK wird im Zellinneren ein negatives Ruhepotential geschaffen. Eine Natrium-EMK verringert dieses Potential um einen Wert, der vom festen Widerstand des Kaliumkanals R_{K^+} und vom veränderlichen Widerstand des Natriumkanals R_{Na^+} abhängt.

Bei Lichtausschluß erreicht R_{Na^+} ein Minimum; Licht erhöht diesen Dunkelwiderstand und erzeugt so einen negativen Potentialsprung.

Abb. II_{2b} Membrankennlinie



Die Änderung des Membranpotentials als Funktion von R_{Na^+} wurde nach dem obigen Ersatzschaltbild berechnet.

Es wurde angenommen:

$$R_{K^+} = 10 \text{ MO}$$

$$R_{Na^+} = 10 \text{ MO} \pm 10 \text{ MO}$$

$$\text{EMK}_{Na^+} = +20 \text{ mV}$$

$$\text{EMK}_{K^+} = -70 \text{ mV}$$

Diese Werte liegen in der Größenordnung der von Toyoda (Quelle s.o.) gemessenen Werte des Membranwiderstandes.

punkten (offene Vierecke) A_1 bis A_5 das Zapfenpotential logarithmisch mit der Lichtreiz-Intensität zusammenhängt. Diese log-Transformation durch die Rezeptoren wird auch von anderen Autoren gefunden: vgl. z. B. Tomita, 1969.

Wir nehmen daher als 1.Näherung für das Modell eine logarithmische Eingangstransformation an.

Die Kennlinien zeigen weiterhin, daß bei geändertem Adaptationsniveau die Kennlinie sich annähernd formkonstant verschiebt.

Wir folgern daraus, daß die Form der Kennlinie eine gegen Adaptation invariante Eigenschaft der Membran ist.

Diese These wird durch Messungen von Tomita (1969) unterstützt. Die Essenz ist im Ersatzschaltbild der Abb. II₂ zusammengefaßt: Der Widerstand des Natrium-Kanals wird bei Reizung durch Licht erhöht; eine Hyperpolarisation des Rezeptorpotentials ist die Folge. Die Änderung des Membranpotentials als Folge der licht-induzierten Widerstandsänderung haben wir in Abb. II_{2b} dargestellt. Die Widerstandswerte und die EMK-Werte wurden nach Angaben von Toyoda (1969) gewählt. Man sieht, daß die log-Transformation aus dem Ersatzschaltbild der Membran abzuleiten ist.

Eine von anderen Autoren* geäußerte Vermutung, daß die Membraneigenschaften sich nichtlinear mit dem durch die Membran fließenden Strom ändern würden, wird von Toyoda widerlegt: Im Ersatzschaltbild würde eine solche Eigenschaft durch strom-abhängige Kanalwiderstände repräsentiert. Bei "clamp"-Versuchen an Karpfen-Photorezeptoren findet Toyoda (1969), daß ein in die Zelle injizierter Strom keine Widerstandsänderung der Zellmembran hervorruft. Das heißt, daß insbesondere der Na^+ -Kanalwiderstand, der durch Lichtreizung geändert wird, jetzt konstant bleibt.

Wir sehen die genannten Versuche von Tomita und Toyoda als Bestätigung unserer (aus der Interpretation der Daten von Norman und Weblin gewonnenen) These an, daß die Kennlinie eine invariante Eigenschaft der Zellmembran ist.

Abschnitt 2 : Rezeptoradaptation-eine signaladaptive Regelung

Wir schlossen in Abschnitt 1 , daß die von Norman und Werblin bei verschiedenen Adaptationsniveaus gemessene Kennlinie eine invariante Eigenschaft der Membran ist. Daraus folgt, daß die Regelungsmechanismen, die die Kennlinienverschiebung bewirken, die Verstärkung desjenigen (rezeptorinternen) Signals regeln, welches zu einer Membranauslenkung führt.

Es ist bekannt*, daß 2 Regelungsmechanismen im Rezeptor existieren: 1. Regelung durch Konzentrationsänderung des quantenabsorbierenden Farbstoffes und 2. schnelle "neuronale" Regelung. Der erste Fall ist in der Literatur ausgiebig behandelt worden (vgl. Rushton, 1972 ; Dowling, 1967) ; da diese Sebstoffregelung eine große Zeitkonstante hat (einige 10 sec., vgl. vorgenannte Quellen), sind die Wirkungen leicht zu beobachten (sie werden weiter unten beschrieben); durch kurze Reizdarbietung ist ein Einfluß weitgehend auszuschalten. Der zweite Fall ist bisher nur elektrophysiologisch einwandfrei identifiziert worden: Abb.II₃ zeigt die entsprechenden Messungen von Norman und Werblin(1974). Man sieht, daß bereits nach 1 Sekunde eine wesentliche Kennlinienverschiebung stattgefunden hat. Das Anfangssignal wird nach 4 sec auf fast die Hälfte reduziert.

Ohne zunächst auf einen möglichen Regelmechanismus einzugehen (der noch nicht geklärt ist), versuchen wir, ein Regelungsmodell für die schnelle Regelung halbquantitativ aufzustellen, das uns in die Lage versetzt, den Einfluß dieser Regelung auf die Modellsignalübertragung annähernd quantitativ zu bestimmen. Dazu betrachten wir wiederum die von Norman und Werblin gemessene Kennlinienschar: Abb.II_{4b}. Es fällt uns auf, daß im Bereich A das Ruhepotential bei Erhöhung des Adaptationsniveaus kontinuierlich ansteigt: Das Ruhepotential steigt proportional zur Momentanauslenkung der Membran im nichtadaptierten Zustand an (Kennlinie * → **). Da der Sebstoffzerfall erst bei ~7 log-Einheiten wesentlich wird (Angabe von Nor-

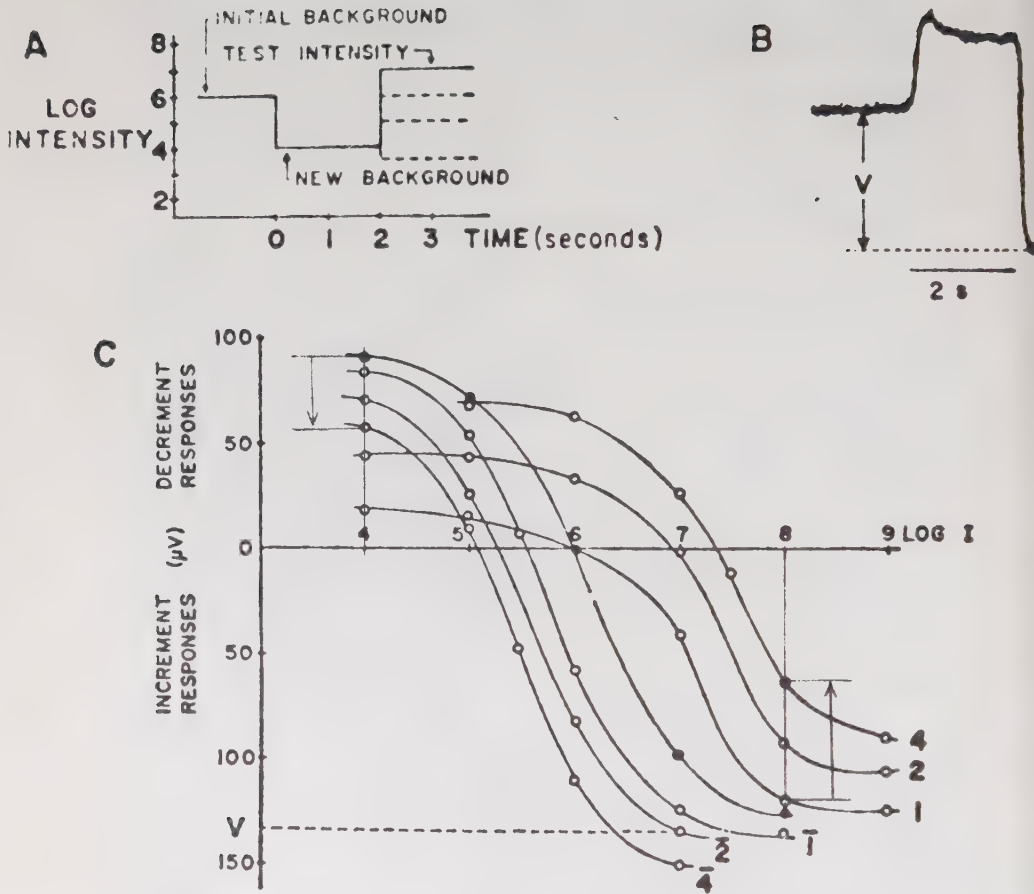


Abb. II₃ Dynamik der schnellen neuronalen Zapfenregelung. Die vollen Kreise bezeichnen die Rezeptorkennlinie für eine Hintergrundintensität von 6 log-Einheiten. Die mit 1, 2, 4 bezeichneten Kurven zeigen die Kennlinie 1, 2 und 4 sec nach einer Erhöhung des Hintergrundlichtes um 2 log-Einheiten. Die mit $\bar{1}$, $\bar{2}$, $\bar{4}$ bezeichneten Kurven zeigen die Kennlinie 1, 2, 4 sec nach einer Erniedrigung des Hintergrundlichtes um 2 log-Einheiten.

man und Werblin, s.o.), sehen wir die Ruhepotentialverschiebung als bleibende Regelabweichung der "neuronalen" schnellen Regelung an. Damit formulieren wir das Modell der Abb. II₅:

Bei einer Intensität des Licht-Eingangs-Reizes I_0 möge sich ein Gleichgewichtszustand der Regelung ausgebildet haben. Die Gleichgewichts-Verstärkung des Enzymverstärkers sei

$$V_0.$$

Das resultierende interne Rezeptorsignal ist dann

$$A_{i0} = I_0 \cdot V_0.$$

Dieses erzeugt durch Aussteuerung der Membran das Rezeptor-ausgangspotential

$$P_{A0} = \log A_{i0}.$$

Eine Erhöhung der Licht-Intensität

$$I_0 \longrightarrow a \cdot I_0$$

erhöht dann das interne Rezeptorpotential

$$I_0 \cdot V_0 = A_{i0} \longrightarrow a \cdot I_0 \cdot V_0 = a \cdot A_{i0},$$

welches die Membran aussteuert mit dem Resultat

$$P_{A+} = \log a \cdot A_{i0} = \log A_{i0} + \log a.$$

Durch das Signal $\log a$ wird das Regelungsgleichgewicht gestört. Die nach einer Verzögerungszeit einsetzende Regelung reduziert die Potentialerhöhung auf einen Bruchteil $\frac{1}{r} \log a$:

$$P_{A+} = \log A_{i0} + \log a \longrightarrow \log A_{i0} + \frac{1}{r} \log a.$$

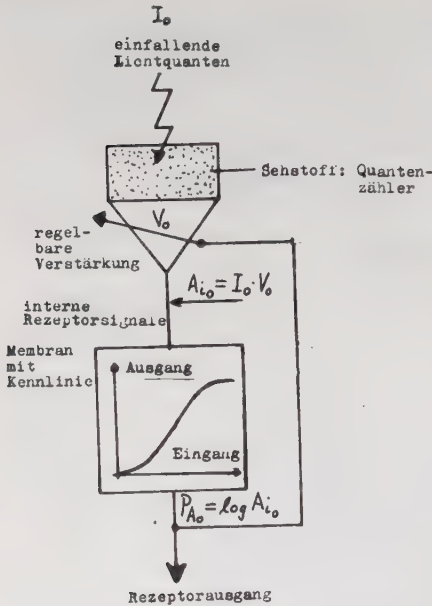
Das entspricht einer Änderung des internen Rezeptorsignals der folgenden Art:

$$a \cdot A_{i0} = a \cdot I_0 \cdot V_0 \longrightarrow \sqrt[r]{a} \cdot A_{i0} = \sqrt[r]{a} \cdot I_0 \cdot V_0.$$

Diese quantitative Beschreibung ist für die spätere Anwendung ausreichend. Eine endgültige Klärung der Verstärkungsregelungsvorgänge kann erst durch neue chemisch-physiologische Messungen am Rezeptor erreicht werden.

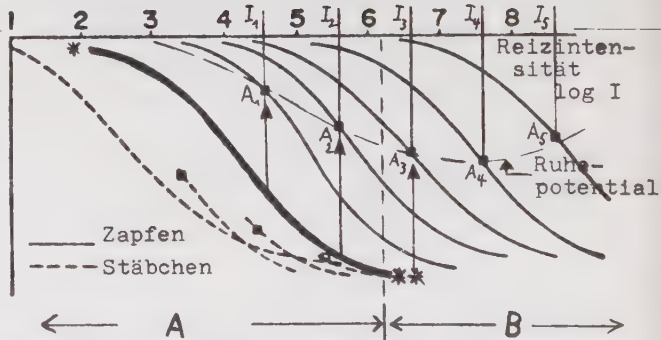
* Nach dem Modell der Abb. II₅ wird die Verstärkung des Quantensignals (Eine Isomerisierung des Sehstoffmoleküls wird getriggert) vom Ausgang her über eine Rückführung geregelt. Der physiologische Prozeß, der diesem Modell zugrunde liegt, ist bisher nicht eindeutig geklärt. Auf einen möglichen Mechanismus weist Haggins (1971) hin: Durch die als Folgen der Quanten-

Abb.II Modell der Rezeptorregelung



Der Sehstoff zählt die Quanten dadurch, daß jedes Quant einen Zerfallsprozeß triggert, der eine festgesetzte Energie freisetzt. Diese wirkt durch Ionenübermittlung auf die Membran der Zelle und erzeugt so eine Potentialänderung. Dieselbe wirkt über die Rückführung auf die Ionen ein und steuert durch einen noch unbekannten Mechanismus die Wirksamkeit bezüglich der Membranauslenkung.

Abb.II₄ Wirkung der Rezeptorregelung: Kennlinienverschiebung durch a.aktive Regelung (Interne Rückführung) und b.passive Regelung (Sehstoffzerfall)



Im Gebiet A wird die Kurve proportional zum Rezeptorpotential verschoben, das einer momentanen Auslenkung aus der absoluten Ruhestellung * entspricht. Der Regelungsbereich des langsamen Rezeptorpotentials ist bei ** zu Ende. Im Gebiet B hat das Zerfallsgleichgewicht die Regelung zu einem wesentlichen Anteil übernommen.

* Boynton und Whitten (1970) kommen durch Untersuchungen des späten Rezeptorpotentials (LRP) von Affen ebenfalls zu dem Schluß, daß neben der Sehstoffzerfallregelung eine neuronale Zapfen-interne-Regelung existieren muß.

Fortsetzung der Randbemerkung:

absorption freigesetzte Isomerisierungsenergie eines Sebstoffmoleküls werden Kalzium-Ionen erzeugt, die die Poren des Na^+ -Ionenkanals verstopfen und so den Na^+ -Kanalwiderstand erhöhen(s.o.).

Daraus leiten wir folgende Vermutung ab:

Eine Steuerung der internen Ca^{++} -Konzentration (bzw. der Wirksamkeit der Ca^{++} -Ionen) an der Membran anzugreifen, bewirkt die gesuchte Verstärkungsregelung:

Das absorbierte Quant setzt mehrere Ca^{++} -Ionen und andere Molekülbruchstücke frei. Die Ca^{++} -Ionen bilden an den aktiven Membranstellen M (Na^+ -Kanal) Komplexe der Art $[\text{Ca M}]^{++}$. Dadurch wird der Na^+ -Einstrom in das Zellinnere unterbrochen; ein negativer Potentialsprung entsteht. Das ist die Momentanauslenkung der Zellmembran. Hier muß die Verstärkungsregelung einsetzen, um eine Sättigung der Membran, d.h. eine vollständige Besetzung der aktiven Stellen M zu verhindern. Damit das Potential zurückgeregelt wird, muß der Na^+ -Einstrom wieder reaktiviert werden - durch Änderung (Umlagerung) oder Zerfall des Komplexes $[\text{Ca M}]^{++}$. Eine Verstärkungsregelung kann durch Inaktivierung der aktiven Membranstellen oder durch Reduzierung

der von einem Quant getriggerten Ca^{++} -Ionen erfolgen. Ein Vorgang, der beide Forderungen erfüllt, wäre dieser: Der Komplex $[\text{Ca M}]^{++}$ zerfällt nicht, sondern wandelt sich so um, daß einerseits der Na^+ -Einstrom wieder funktioniert, andererseits das Ca^{++} -Ion noch festgehalten wird und das Angreifen neu Licht-aktivierter Ca^{++} -Ionen erschwert. (Leibovic (1971) äußert die Vorstellung, daß eine Inaktivierung der aktiven Membranstellen durch andauernde Komplexbildung hervorgerufen würde. Das kann nicht richtig sein, da dann das Potential nicht zurückgeregelt werden könnte, da die Na^+ -Kanal-Poren dauernd verstopft wären).

Einige Bemerkungen sind noch zur 2. Art der Regelung, zur Sehstoffzerfallsregelung zu machen. Man sieht an der Abb. II₃, daß bei einsetzendem Sehstoffzerfall (wesentlich ab 7, log-Einheiten Adaptationsniveau, s.o.) das Ruhepotential nicht weiter ansteigt, sondern abfällt. Nach unserer Regelungsvorstellung geht also die bleibende Regelabweichung zurück. Das kann nur durch Verringerung des (Ionen-) Eingangssignals A_1 geschehen. Das heißt, daß nun (im Gebiet B der Abb. II₃) die Verstärkungsregelung wesentlich vom Sehstoffzerfall mitbestimmt wird. Auf diese Art und Weise ergänzen sich beide Regelungsmechanismen und verhindern die Sättigung der Zapfenmembran.*

* Interessant ist noch, daß die Stäbchen offensichtlich nur eine Art der Regelung besitzen, denn sie werden bei wachsendem Adaptationsniveau in die Sättigung getrieben, s. Abb. II₃. Daraus folgt, daß bei psychophysischen Versuchen nicht von Stäbchen auf Zapfen-Adaptation geschlossen werden darf.

Teil B : Signalkodierung in der Retina: Rezeptive Felder - - Modellabstraktionen aus elektrophysiologischen Daten, achromatischer Fall

Einleitung

Um die afferenten Signale berechnen zu können, die cortical verrechnet werden, müssen wir wissen, in welcher Art und Weise die Rezeptorsignale in den folgenden Schichten der Retina kodiert werden.

Die den Rezeptoren folgende Schicht der Bipolarzellen ist in Verbindung mit den Horizontalzellen die eigentliche Differenzkodierungsstufe, deren Eigenschaften -wie wir sehen werden- ganz wesentlich die Eigenschaften des Gesamtsystems festlegt.

Die Amakrinschicht wird bei unserem Modell vernachlässigt.

Dowling und Werblin, 1971, unterteilen die Ganglienzellen in phasische und tonische Einheiten. Die genannten Autoren zeigen, daß die phasischen Zellen von den nichtlinear reagierenden Amakrinzellen getrieben werden und daher auch nichtlinear reagieren. Enroth-Cugell und Robson, 1966, betonen ebenfalls den nichtlinearen Charakter der phasischen Ganglienzellen. Nach Dowling und Werblin, 1971, spielen sie eine Rolle bei der Übertragung der Relativbewegung. Da wir nur die lineare Übertragung von Farbton und Helligkeit betrachten, vernachlässigen wir die phasischen Zellen.

Die tonischen Zellen bilden nach unserer Modellvorstellung ein Gegentaktsystem, dessen Arbeitspunkt durch reziproke Hemmung geregelt wird.*

Abschnitt 1: Differenzkodierung in Bipolarzellen

Die Bipolarzellen stehen (vgl. Quellen der oben genannten Autoren) in sehr vielfältiger Wechselwirkung mit vielen Rezeptoren -entweder über direkte dendritische Verbindungen oder über die Horizontalzellen. Die unserer Meinung nach wesentlichen Verbindungen werden in Abb.II₆ aufgezeigt. Wenn wir die Rezeptor-Rezeptor-Wechselwirkungen und die Horizontalzellen-Rezeptor-Wechselwirkungen (zur Zeit noch sehr umstritten) fortlassen, erhalten wir das Modellschema der Abb.II₇ als Näherung.

* Veröffentlichung des Autors in Vorbereitung

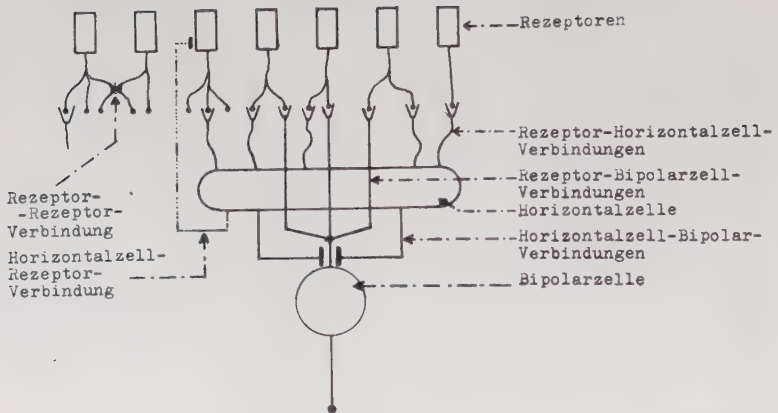


Abb. II₆: Eingangsverschaltung der Bipolarzellen

Die Bipolarzelle summiert im Bereich ihrer Eingangs-
dendriten direkt die Rezeptorsignale auf.

Das direkt summierte Eingangssignal der Bipolarzelle
kann von den Ausgängen der Horizontalzellen subtrakti-
v gehemmt werden.

Während diese Verbindungen gesichert sind, bleiben
die von Fuortes 1972 postulierten Verbindungen
umstritten:

eine Rezeptor-Rezeptor-Signalsummentation und

eine hemmende Verbindung von den Horizontalzellen

zu den Rezeptoren, vgl. zur Kritik Werblin 1974, S. 81.

In Anbetracht dessen, daß mindestens 3 sich durch ihre Spek-
tralempfindlichkeit unterscheidende Rezeptoren existieren,
erwarten wir, daß sich auch verschiedene Typen von Bipolar-
zellen -und auch zugehörigen Horizontalzellen- klassifi-
zieren lassen, je nach Art ihres Rezeptoreinganges. Die Litera-
tur beschreibt in der Tat eine überraschende Vielfalt (s. Ab-
schnitt II, C).

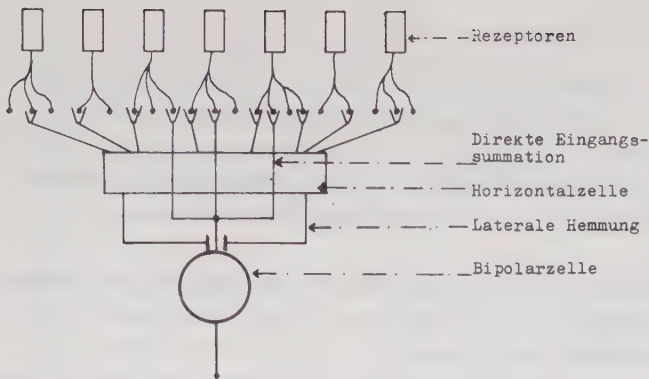


Abb. II₇ Modellverschaltung der Bipolarzelle

Die Verbindungen zwischen Rezeptorschicht und Bipolarschicht sind reduziert auf einen Direktanteil, der durch eine einzige (Rezeptor-Bipolar-)Synapsenverbindung die Bipolarzellen ansteuert und einen lateralen Anteil, dessen Verbindungen über eine zusätzliche Synapse und die Horizontalzelle führt.*

- * Wir wollen hier elektrophysiologische Terminologie einführen:
 Das Rezeptive Feld der Bipolarzelle ist diejenige Fläche der Retina, deren Reizung eine Bipolarantwort hervorruft.
 Feldzentrum =: Überwiegen der Antworten, die durch die Direktverbindungen erzeugt werden
 Feldperipherie =: Überwiegen der Antworten, die durch die lateralen Verbindungen erzeugt werden
 vgl. hierzu Abb. I₈

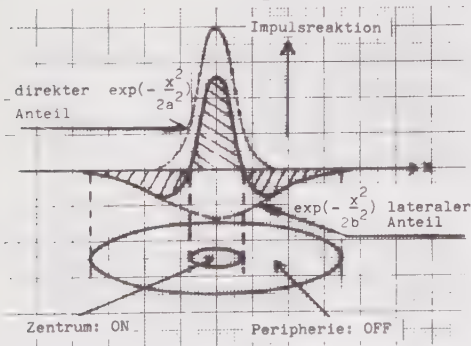


Abb. II₈ Rezeptives Feld der Bipolarzelle
 Die Impulsreaktion kann durch Gauß-funktionen beschrieben werden.

Wir nehmen hier jedoch an, daß bei aller Verschiedenheit des Einganges die funktionelle Gleichheit aller Bipolar-mechanismen gewahrt ist. Unter diesen Voraussetzungen ist es erlaubt, von der Funktion eines Typs auf die der anderen Typen zu schließen, wenn man die Eingänge entsprechend auswechselt.

Daher untersuchen wir jetzt die Übertragungseigenschaften eines einzigen Bipolar-Zell-Typs, stellvertretend für alle derartigen Mechanismen.

Wir benutzen wieder die Ergebnisse der Arbeit von Norman und Werblin: Sie stellten durch Experimente folgendes Bipolarverhalten fest (Abb. II₉):

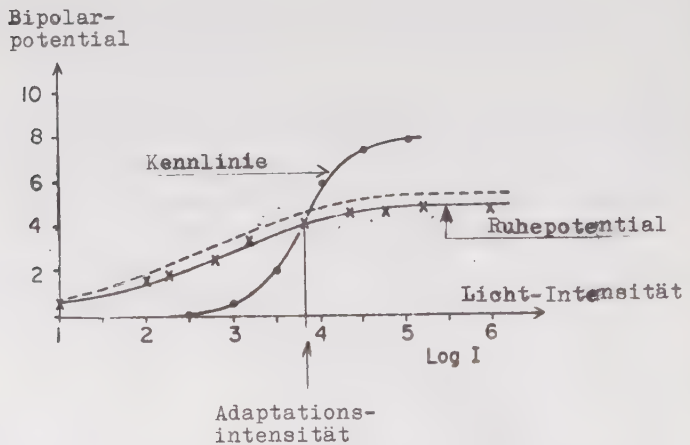


Abb. II₉ Kennlinie der Bipolarzelle (Beschreibung im Text -aus Werblin, 1974)

1. Durch diffuse Beleuchtung erzeugen Norman und Werblin ein bestimmtes Ruhepotential, das das summierte Rezeptorruhepotential widerspiegelt. Kurzzeitige, den Adaptationszu-

stand nicht ändernde Lichtimpulse erzeugen auf diesem Ruhepotential die in Abb.II₉ erzeugte Kennlinie.

Man sieht,

a) daß die Bipolarzelle in der Umgebung ihres Ruhearbeitspunktes das logarithmische Rezeptorausgangssignal linear verarbeitet.

b) daß die Bipolarzelle einen sehr viel kleineren linearen Arbeitsbereich hat, (in dem sie ohne Übersteuerung arbeitet $\pm 1/2 \log$ Einheit) als die Rezeptorzelle, die in ihrem Arbeitsbereich logarithmisch linear überträgt (2 log-Einheiten).

Wenn das System übersteuert wird, tritt die Übersteuerung zuerst in den Bipolarzellen auf und nicht in den Rezeptoren.

2. Norman und Werblin zeigen weiterhin durch selektive Beleuchtung des rezeptiven Feldzentrums und der Peripherie, daß die Wirkung der Peripherie darin besteht, die Kennlinie formkonstant zu verschieben (Abb.II₁₀).

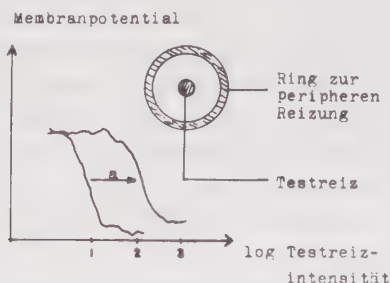


Abb.II₁₀ Verschiebung der Bipolarzellkennlinie durch periphere Reizung. Bei Einschalten des Ringes verschiebt sich die Kennlinie formkonstant wie durch Pfeil a angedeutet. (nach Werblin 1974)

Wir geben diesen experimentellen Fakten von Werblin folgende Deutung:

Der Mechanismus (Abb.II₁₀) erinnert stark an die Verschiebung der Arbeitskennlinie des einzelnen Rezeptors. Dort nannten wir den Übergang Adaptation, und zwar handelte es

sich um einen signaladaptiven Mechanismus. Die Bipolar-Kennlinien-Verschiebung betrachten wir in analoger Weise als einen Adaptationsmechanismus. Allerdings existiert nach unserer Meinung ein großer Unterschied zwischen beiden Mechanismen: Der Rezeptorarbeitsbereich wird vom Signal seiner eigenen Eingangsstufe gesteuert; der Bipolararbeitsbereich (Bereich für die Übertragung des zentralen Signals) wird gesteuert von demjenigen Signal, das lateral über die Horizontalzellen wirkt. Demnach liegt ein zweikanaliges Steuerungssystem vor (keine Regelung), dessen Kanäle unterschiedliche örtliche Übertragungseigenschaften besitzen.

Eine Änderung der Eingangssignale beider Kanäle führt zu einer Änderung des Ausgangssignals der Bipolarzelle. Eine Übertragung von örtlichen Lichtmustern hängt in ihren Eigenschaften weitgehend von den Eigenschaften dieser beiden Kanäle ab:

Die Verteilung der beiden Eingangskomponenten (Abb. II₈) zeigt, daß der Zentrumsanteil eine 3 mal so große Bandbreite (bzgl. der Ortsfrequenzübertragung) hat wie der Peripherieanteil. Daher kann man sagen, daß die Bipolarkodierung eine Differenzkodierung bzgl. der Ortsfrequenzen der zu übertragenden Muster darstellt. Durch diesen "Trick" kann gleichzeitig mit der Informationsübertragung für eine günstige Einstellung des Zell-Arbeitspunktes (s.o.) gesorgt werden.

Wenn wir dazu die Zeitübertragung der lateralen und direkten Bipolaranteile betrachten, so kommen wir zu der Vorstellung, daß bei der phylogenetischen Entwicklung des Bipolarmechanismus die Regelung (Verhinderung der Sättigung der Bipolarzellmembran) und nicht die örtliche Differenzkodierung das formende Moment gewesen sein muß: Die lateralen Hemmsignale wirken auf das zentrale Signal erst nach einer mittleren Laufzeit* von etwa 0,1 sec ein (vgl. Messungen von Werblin, 1970). Die dann einsetzende Hemmung verschiebt den Arbeitspunkt auf das neue Adaptationsniveau. Die wesentliche Information steckt

* Randbemerkung auf der nächsten Seite

also in der Reaktion der zentralen Komponente, die eine Signalzunahme über das alte Adaptationsniveau anzeigt.

Die folgende Adaptation an das neue Niveau ist einfach eine Folge der Notwendigkeit, den Arbeitspunkt auf niedrigster Zellauslenkung zu halten; damit steht für neue Signale ein möglichst großer Dynamikbereich zur Verfügung.

Wenn man die Anwendung von Fouriertheorie für die Beschreibung der Übertragungseigenschaften in Bezug auf örtliche Muster realisieren will, muß man zuerst nachweisen, daß die Superposition der Direkt- und der Lateral-Komponente linear ist. Ist das der Fall, kann man -im linearen Aussteuerungsbereich der Bipolarzelle- eine Fouriertransformation durchführen, -allerdings mit den logarithmierten Licht-Eingangssignalen (vorausgesetzt, man befindet sich auf der logarithmischen Kennlinie des Rezeptors). Diesen Nachweis der linearen Überlagerung im Arbeitsbereich der Bipolarzelle führten Werblin und Copenhagen (1974) durch: Abb.II₁₁. Damit ist die Anwend-

* In diesem Zusammenhang sei der Vollständigkeit wegen eine Randbemerkung gestattet:

Die fourier-theoretische Behandlung der örtlichen Filterwirkung der Bipolar-Feld-Struktur zeigt (in Übereinstimmung mit dem Experiment, s.Enroth-Cugell und Robson, 1966) Bandpasstruktur. Dasselbe ergibt die Behandlung im Zeitbereich: Die laterale Komponente erzeugt einen Tiefpass mit niedriger Amplitude und niedriger Grenzfrequenz, der von dem Tiefpass der zentralen Komponente subtrahiert wird, es resultiert Bandpass. Da das Zeit- und das Ortsverhalten -weil sie dieselbe Struktur betreffen- gekoppelt sind, ist nicht zu erwarten, daß Orts- und Zeitfrequenzgang separierbar sind (vgl. dazu die Berechnungen von Korn und Seelen, 1972). Die Nichtseparierbarkeit ist auch bei der Orts- Zeit- Übertragung von Farbtönen zu erwarten (aus demselben Grunde) -auch wenn die Frequenzgänge anders sind als beim achromatischen System.

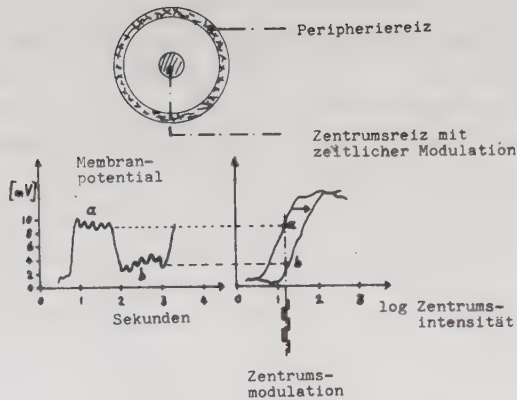


Abb. II.11 Nachweis der linearen Überlagerung von Zentral- und Lateral-Signal (nach Weblin 74)
Die Membranpotentialamplitude für feste Zentrumsmodulation ändert sich nicht feststellbar, wenn durch Peripheriereizung die Arbeitskennlinie von a nach b verschoben wird.

barkeit von Fouriertheorie zur Beschreibung von Filtereigenschaften gestattet, allerdings nur für die Bipolarschicht (in Verbindung mit den Horizontalzellen), und auch hier nur in einem eng eingeschränkten linearen Teil der Arbeitskennlinie. In Kap. V werden wir von diesen Grundlagen ausführlichen Gebrauch machen.

Weitere laterale Wechselwirkungen im System können das Bipolarfilter verändern:

a) Amakrin-Wechselwirkungen

Die Erregung der Bipolarzellen wird in parallelen Kanälen weiter übertragen. Der lineare (tonische) Kanal erfährt keine laterale Beeinflussung durch Amakrinzellen (s. Einleitung zu Teil B), so daß diese Schicht für die lineare Kontrast-Muster-Übertragung zu vernachlässigen ist.

b) CGL-Wechselwirkungen

Diese können durch Interneurone vermittelt werden (vgl. Cleland und Levick, 1972). Wir gehen im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter darauf ein.

Abschnitt 2 : Ganglienzell-Übertragung

Die tonischen Ganglienzellen stehen in direkter Verbindung mit den Bipolarzellen (vgl. Dowling und Werblin, 1971 und Werblin und Copenhagen, 1974). Die Amakrinzellen beeinflussen tonische Aktivitäten nicht. Daher ist das Ganglienzelleingangssignal direkt die Antwort der Bipolarzellen. Diese ist in Abb.II₁₂ oben links als Reaktion auf eine lichtinduzierte Rezeptorhyperpolarisation dargestellt.

Am Ausgang der Bipolarzellen liegt die Reizinformation in Form eines gradierten Potentials vor. (Abb.II₁₂ links). Dieses Potential wird in den tonischen Ganglienzellen in eine Pulsfrequenz umgesetzt. Die Ganglienzellkennlinie,

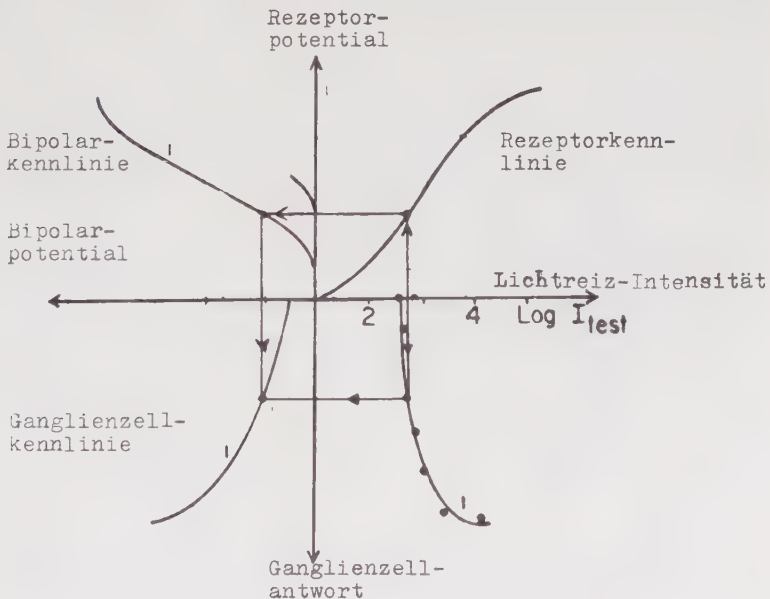


Abb.II₁₂ Konstruktion der Ganglienzellkennlinie aus der Bipolarantwort und der Ganglienzellantwort für einen identischen Lichtreiz (nach Werblin und Copenhagen, 1974).

die die Umsetzung Bipolarpotential $\rightarrow$ Pulsfrequenz beschreibt, (Abb. II₁₂ unten links) wird aus der bekannten Bipolarantwort und der Ganglienzellantwort gewonnen, die sich unter identischen Umständen messen lassen (vgl. dazu Werblin und Copenhagen 1974).

Man sieht, daß - je nach Ruhestellung - nach etwa $1/2 - 1/3$ log-Einheiten starke Übersteuerungsnichtlinearität auftritt. Das bedeutet, daß die Ganglienzelle noch vor der Bipolarzelle in die Sättigung getrieben wird.

Im Gegensatz zur Bipolarzelle und zum Rezeptor ist kein Anlaufgebiet vorhanden; stattdessen existiert eine sehr genau festgelegte Schwelle.

Die Übersteuerungsnichtlinearität der Ganglienzelle von Abb. II₁₂ wird in Kap. III zur Ableitung des Bezold-Brücke-Effekts benutzt.

OFF-Ganglienzellübertragung

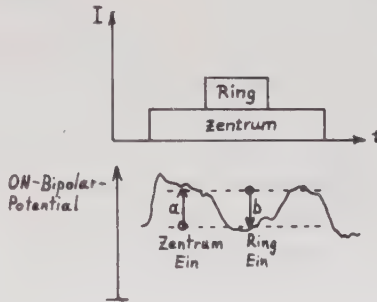
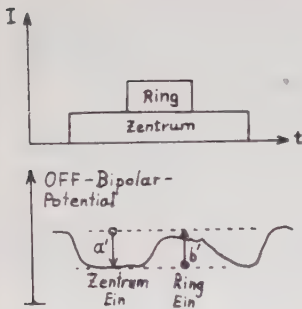
On-Ganglienzellen besitzen eine relativ niedrige Spontanaktivität von 5 - 10 Impulsen pro Sekunde (Rodieck 1968). Beim Einschalten eines Lichtreizes kann die Spikerate bei einzelnen Zellen momentan bis auf über 700 Spikes pro Sekunde anwachsen. Beim Abschalten eines Reizes ist nur ein Absinken von 50 Spikes pro Sekunde entsprechend den höchsten Spontanfeuerungsraten möglich. Das würde bedeuten, daß ein völliges Ungleichgewicht der Dynamikbereiche für Inkremente und Dekremente bestehen würde, wenn nicht eine zweite Zellart existieren würde mit umgekehrten Dynamikbereichen. Diese Zellen existieren; es sind die OFF-Zellen.

Die Struktur der Rezeptiven Felder von OFF-Ganglienzellen geht aus der bereits bekannten ON-Ganglienzellstruktur dadurch hervor, daß man die besprochenen ON-Bipolarzellen (s. Abschnitt oben) ersetzt durch einen Typ, der auf Absinken des Eingangspotentials mit derselben Depolarisierung antwortet wie der ON-Typ auf Anwachsen des Eingangspotentials. Abb. II₁₃ demonstriert die Wirkungsweise beider Zell-Typen:

Off-Signal-Erzeugung

On-Signal-Erzeugung

(nach Dowling und Werblin, 1971)



Peripheriereizung führt zu einem Ansteigen der Depolarisierung (nur möglich, wenn Zentrumsreiz anwesend ist)

Peripheriereizung führt zu einem Absinken der Depolarisierung (ebenfalls nur bei bereits anwesendem Zentrumsreiz)

Der Übergang von On- auf Off-Verhalten kann dadurch erklärt werden, daß man annimmt, daß der excitatorische Transmitter der Bipolareingangssynapsen gegen inhibitorischen ausgetauscht ist und umgekehrt.

Die Bipolarpotentiale werden in beiden Fällen in gleicher Weise durch funktionell identische (tötsche) Ganglienzellen in Pulsfrequenzen umgesetzt:

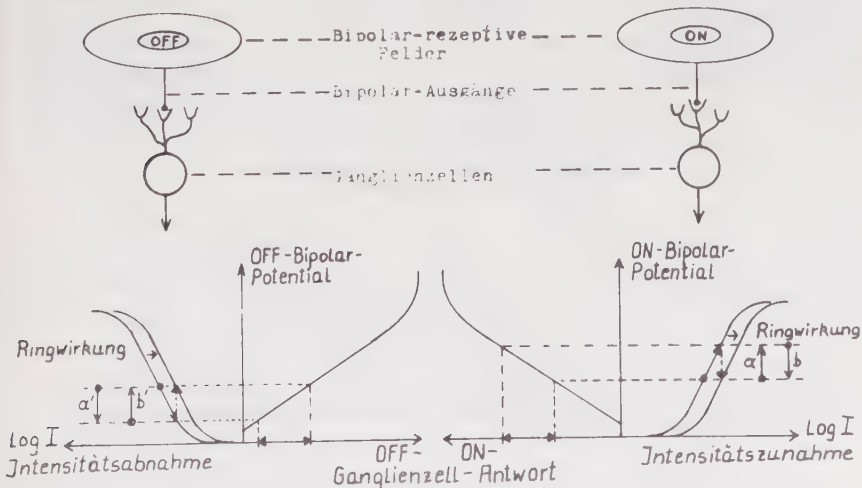


Abb. II₁₃ Modellerzeugung eines On- und Off- Ganglienzellsignals

Arbeitspunktsteuerung des Gegentaktsystems durch reziproke Hemmung

Die Übertragung von Licht-Inkrementen durch das ON-System und von Licht-Dekrementen durch das OFF-System stößt bei der bisher angenommenen Verschaltung auf 2^e Schwierigkeiten:

1. Bei zu niedrigem Bipolarruhepotential tritt bei der Ganglienzellaussteuerung eine Schwellennichtlinearität auf, die kleine Signale unterdrückt.
2. Bei zu hohem Bipolarruhepotential wird sowohl die ON-Zelle als auch die Off-Zelle feuern. Da hell und dunkel nicht gleichzeitig existieren, muß dieser Zustand vor der corticalen Signalauswertung verhindert werden.

Fall 1 wird dadurch vermieden, daß das Bipolarausgangspotential im stationären Gleichgewicht immer oberhalb der Ganglienzellschwelle liegt. Dies nehmen wir ad hoc an.

Fall 2 wird dadurch verhindert, daß das Bipolar-Off-Signal die Spike-Erzeugung der ON-Ganglienzelle hemmt, s. Abb. II₁₄, und umgekehrt. Die Möglichkeiten solcher Verbindungen werden bereits von Grüsser erwähnt, ohne daß jedoch die obige Bedeutung herausgestellt wird (Grüsser, 1971).

Der genannte Inhibitionsmechanismus sorgt dafür, daß eine Verzerrung des Eingangssignals vermieden wird, solange keine Sättigung eintritt. Schwankungen des ON- und Off- Bipolarruhepotentials wie sie bei kontinuierlichen Adaptationsschwankungen der Rezeptoren erzeugt werden, verschieben zwar den Nullpunkt, sie lassen jedoch das Gesamtsignal unverzerrt.

Reziproke Hemmung im CGL

Neben der synergistischen Hemmung (die als Verstärkung der lateralen Inhibition mit folgender Kontrastverschärfung -zunehmende Hemmung der tiefen Ortsfrequenzen- aufgefaßt werden kann) existiert im CGL* noch ein zweiter Hemmtyp: Die

* Im Handbook of Physiology faßt H.J.Freund einige physiologische Erkenntnisse zusammen.

Daneben ist die Arbeit von Levick, Cleland und Dubin, 1972 zu erwähnen und diejenige von Hammond, 1973, 1971 und die von Singer und Creutzfeld, 1970 !

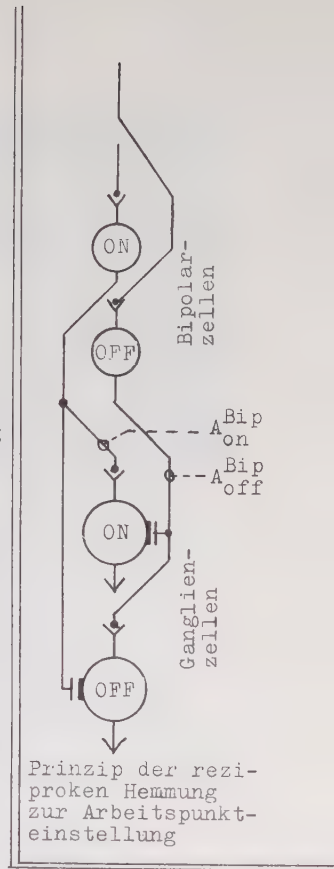
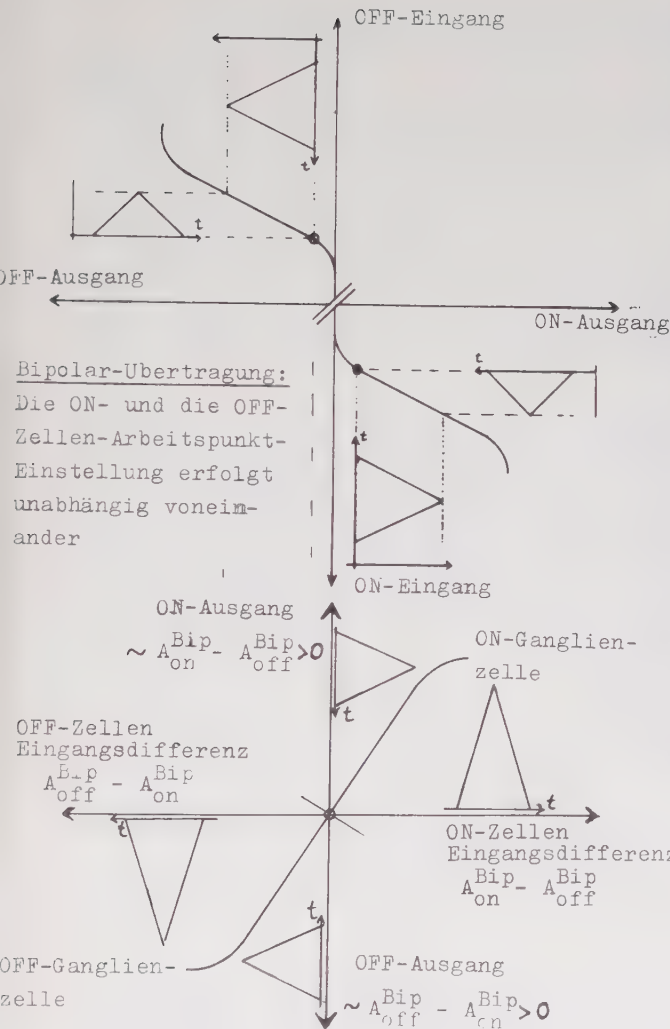


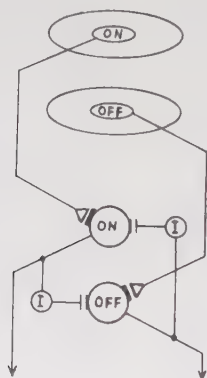
Abb. II₁₄ Modell-
ON-OFF-Gegentakt-
system

Im ausgeregelten Zustand $A_{\text{off}}^{\text{Bip}} = A_{\text{on}}^{\text{Bip}}$ befinden sich die Ganglienzellen im Gleichgewicht: Die Hemmung durch $A_{\text{off}}^{\text{Bip}}$ unterdrückt ein Ruhesignal.

Ein Eingangssignalspaar, welches das Gleichgewicht zerstört, $A_{\text{on}}^{\text{Bip}} > A_{\text{off}}^{\text{Bip}}$, erzeugt ein zur Differenz proportionales Ausgangssignal. Anlaufschwellen wirken sich wegen der stark überschwelligen Eingangssignale $A_{\text{on}}^{\text{Bip}}$ und $A_{\text{off}}^{\text{Bip}}$ nicht aus.

reziproke Hemmung, s. Abb. II₁₅ ; sie wird postsynaptisch über Interneurone vermittelt.

Falls die sich reziprok hemmenden ON- und OFF- Zellen dieselbe Fläche⁺⁺ der Retina repräsentieren, besitzt die Verschaltung der Abb. II₁₅ dieselben Eigenschaften, wie die modellmäßig zu fordernde Regelstruktur der Abb. II₁₄ - mit dem Unterschied, daß postsynaptisch geregelt wird (was bei hinreichender Verstärkung zu einem bistabilen Verhalten führt: Entweder ist die ON-Leitung eingeschaltet oder die OFF-Leitung). Eine nach der Retina noch vorhandene Doppeldeutigkeit könnte so vor der endgültigen Signalverarbeitung im Cortex (Wahrnehmung) im CGL beseitigt werden.



Das Axon der CGL-ON-Zelle aktiviert ein Zwischenneuron I, welches die entsprechende CGL-OFF-Zelle hemmt. Dasselbe gilt im umgekehrten Fall. Dadurch wird eine gleichzeitige Spikeentladung der lokalen ON- und OFF-Zellen verhindert

Abb. II₁₅ Reziproke Hemmung im CGL

⁺⁺ Diese Doppelrepräsentation einer bestimmten Retinafläche durch die sich reziprok hemmenden Zellen muß elektrophysiologisch noch gezeigt werden. Vom Standpunkt des bisherigen Modells führt allein diese Forderung zu einer vernünftigen Signalverarbeitung.

Teil C : Chromatische Rezeptive Felder und Farbtonerzeugung

Einleitung

In Teil B wurden die Eigenschaften der Bipolar-Kodierung für den achromatischen Fall ausgiebig besprochen. (Der zentrale Eingang des Rezeptiven Feldes hatte dieselbe Spektralempfindlichkeit wie der periphere Eingang).

Außer diesen Feldtypen existieren auch solche, die im Zentrum und in der Peripherie abweichende spektrale Empfindlichkeiten aufweisen. Diese Felder wurden im CGL (Hubel und Wiesel, 1966; deValois 1966), auf Retinaniveau (Gouras, 1968) und neuerdings auch im Cortex (Daw, 1974) gefunden. Die Lokalisierung der Farbverschaltung innerhalb der Retina war lange Zeit umstritten; jedoch konnten Ableitungsexperimente mit Farbkennzeichnung die sogenannten Chromatischen S-Potentiale den Horizontalzellen zuordnen (Kaneko, 1970). Daraus folgt, daß die chromatische Rezeptive Feldorganisation ebenso wie die achromatische Feldstruktur ihren Ursprung in Bipolar-Horizontalzell-Wechselwirkungen hat.

Wir führen daher folgende Hypothese für die Modellübertragung der chromatischen Information ein:

Die Chromatischen Rezeptiven Felder werden durch denselben Mechanismus erzeugt wie die achromatischen Rezeptiven Felder. (Beschreibung der letzteren im vorangehenden Teil B dieses Kapitels).

Unterschiede zwischen den genannten Feldklassen liegen

a) in der spektralen Empfindlichkeit der Eingangskomponenten (Rezeptoren)

b) in der Verteilung der Eingangskomponenten auf Zentrum und Peripherie

c) in deren räumlicher Dichte bzw. Dichteverteilung

Leider existieren bisher keine elektrophysiologischen Versuche, mit deren Hilfe man diese Parameter festlegen kann.

Die Daten reichen gerade aus, um die im folgenden 1. Abschnitt beschriebene Klasseneinteilung zu ermöglichen.

Die Folgerungen aus der obigen Modellhypothese werden in Abschnitt 2 am Beispiel eines hypothetischen Rezeptiven Rot-

Grün-Feldes besprochen.

Durch die unterschiedlichen Verteilungen der zentralen und der peripheren Feldeingänge ist es nicht möglich, bei Bewegungsreizung aus der Zellantwort zu erkennen, ob ein Wellenlängensprung oder ein Intensitätssprung die Ursache war. Daher wird in Abschnitt 3 eine Möglichkeit gezeigt, den Intensitätsanteil aus der Antwort des einfachen Bipolar-Farbfeldes zu eliminieren.

Änderungen der Eingangsempfindlichkeiten durch Farbadaptation ändern die Zellantworten auf monochromatische Strahlung. In Abschnitt 4 wird daher die Wirkung der langsamen und der schnellen Rezeptoradaptation auf die Antwort eines Farbfeldes untersucht. Die Ergebnisse führen in Kap. III B₂ zu der Erkenntnis, daß bei der Ableitung von Farbmischdaten Regelungslinearitäten zu berücksichtigen sind.

Abschnitt 1 : Klasseneinteilung der chromatischen Zelltypen

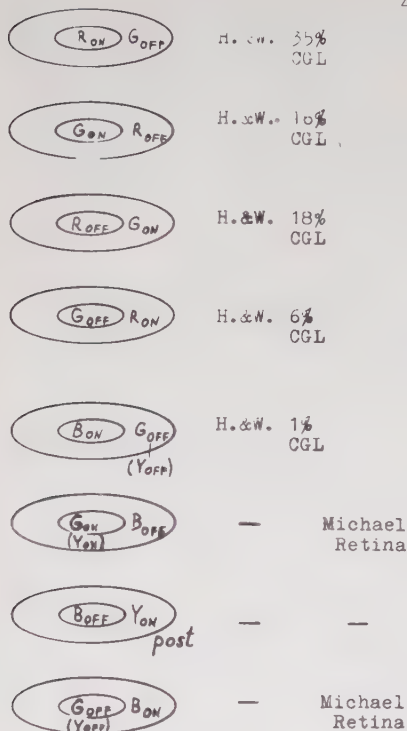
Aus den Arbeiten von Wiesel und Hubel (1966, Rhesusaffe) und Michael (1967, Ground Squirrel - *Citellus mexicanus*) und DeValois (1966, Affen - *Macaca irus*) läßt sich die Existenz der in Abb. II₁₆ aufgeführten Zelltypen ableiten.

Es ist leider nicht möglich, aus den in den genannten Arbeiten angegebenen Daten sichere Schlüsse auf die Eingangsspektralempfindlichkeiten der Rezeptiven Felder zu schließen. Man sieht allerdings, daß 2 Gruppen von Zellen existieren:

Die eine Gruppe erhält Eingänge von Blau- und Rotempfindlichen Rezeptoren, deren Empfindlichkeitsschnittpunkt bei etwa 500nm liegt (Weiß-Adaptation, DeValois und Wiesel & Hubel). Die andere Klasse erhält Eingänge von Rot- und Grünempfindlichen Rezeptoren; ein Empfindlichkeitsschnittpunkt liegt bei etwa 570nm; ein zweiter Schnittpunkt ist nicht sicher festzustellen, lediglich bei DeValois (1972) zeigt sich ein solcher bei 465nm.

Außer durch die Spektralempfindlichkeit der Eingänge unterscheiden sich die genannten Feldtypen noch durch die Verteilung dieser Eingänge: Zellen mit räumlicher Struktur (Abb. II₁₆, Typ O+F - Ort+Farbe) stehen solche mit gleichver-

Farbzellen mit örtlich unterschiedlicher Verteilung der beiden Zapfeneingänge (Typ O+F)

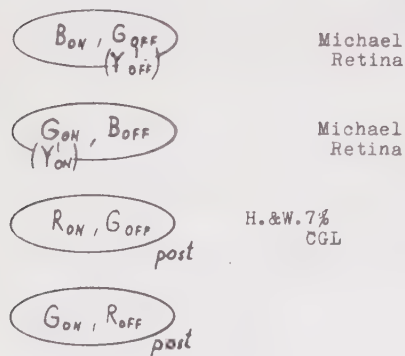
Abb. II₁₆Klassifizierung
von Farbzellen

Die Bezeichnungsweise der Eingangszapfenverteilungen ist bei den verschiedenen Autoren uneinheitlich. Daher ist, wo die Nomenklatur der zitierten Autoren von der im folgenden benutzten Modellnomenklatur abweicht, letztere in Klammern angegeben.

Die Häufigkeit der Reinen Farbzellen ist im CGL sehr gering (vgl. H.&W.).

"post." bezeichnet Zellen, die nicht explizit gefunden wurden, die aber für das Modell postuliert werden.

Reine Farbzellen - örtlich gleiche Verteilung der Eingangskomponenten (Typ F)



De Valois kann durch seine Versuchsbedingungen nicht zwischen den beiden Typenklassen F und O+F unterscheiden. Er findet folgende Farbzellen:

R_{on}/G_{off}
G_{on}/R_{off}
B_{on}/Y_{off}
Y_{on}/B_{off}.

teilten Eingangskomponenten (Typ F -Farbe) gegenüber. Letztere werden auf der Retina nicht gefunden, Wiesel und Hubel finden nur sehr wenige auf CGL-Niveau ; in einer neueren Arbeit (Daw, 1974) wird berichtet, daß diese Zellart im Cortex weitaus häufiger als im CGL auftritt. Wir vermuten daher, daß diese Zellen (Typ F) aus einer Parallelschaltung von Zellen des Typs (O+F) besteht.

Abschnitt 2 : Struktur des Chromatischen Modell-Bipolar-Feldes. Invariante und Reine Farbtöne als Modellfolgerungen

Wir formulierten bereits in der Einleitung zu diesem Teil C die Modellhypothese, daß die chromatischen Bipolarmechanismen analog zu den achromatischen Bipolarfeldern aufgebaut sind. Es stellt sich die Frage, welche speziellen Eigenschaften diese chromatischen Rezeptiven Felder besitzen. Um das zu zeigen, nehmen wir zunächst an, daß die Rezeptoren, die die Eingänge bilden, die spektralen Empfindlichkeiten der Abb.II₁₇ aufweisen (Diese Festsetzung erscheint an dieser Stelle vollständig willkürlich; wir werden jedoch in Kap.III zeigen, daß die angenommenen Empfindlichkeitskurven mit den Rot- und Grün-Fundamentalempfindlichkeitskurven des visuellen Systems identifiziert werden können).

Die Reizung dieser Zapfen mit der Einheitsenergie erzeugt das Rezeptorpotential, das durch Logarithmierung der Signale der absorbierten Quanten entsteht: Abb.II₁₈. Aus diesen Signalen werden nun (bei monochromatischer Reizung) durch Summation die Eingangssignale der Bipolarzelle gebildet.

Hier geht die in der Einleitung erwähnte Modellkonvention ein, nach der die Summation über die zentralen Eingänge dieselbe Signalfläche erzeugt wie die Summation über die peripheren Eingänge, vgl. Abb.II₁₉.

Dadurch erreichen wir, daß gleichen Rezeptorsignalen in den Eingängen gleiche zentral und peripher summierte Signale entsprechen. Das Bipolarausgangssignal ist dadurch proportional zur Differenz der Rezeptorausgangssignale. Ein auf diese Art

und Weise gebildetes Bipolardifferenzsignal besitzt gewisse spektrale Eigenschaften, die die Eigenschaften der Rezeptoreingänge widerspiegeln:

Die Schnittpunkte der Rezeptorempfindlichkeitskurven erzeugen ein Bipolardifferenzsignal = Null bei Reizung mit den entsprechenden Schnittpunktswellenlängen.

Da die Empfindlichkeitskurven der Abb. II₁₉ dem Neutraladaptationszustand entsprechen, gilt weiterhin folgendes:

Bei Reizung in den Empfindlichkeitsschnittpunkten wird das Adaptationsgleichgewicht zwischen den Rezeptoren nicht gestört; daraus folgt, daß die Bipolarsignale in den Schnittpunkten invariant gegen Adaptation durch diese Schnittpunktsreize sind.

Das ist unabhängig von unserer Konvention, daß das Bipolarsignal hier Null sein soll. Bei anderen Wellenlängen ändert sich das Bipolarausgangssignal durch die Wirkung der nun die relativen Rezeptorempfindlichkeiten verschiebenden Farbadaptation.

Eine Entsprechung zu dem geschilderten Modellsachverhalt findet man in der psychophysischen Existenz der Invarianten Farbtöne. Solche nennen wir Farbtöne, die sich auch bei längerer

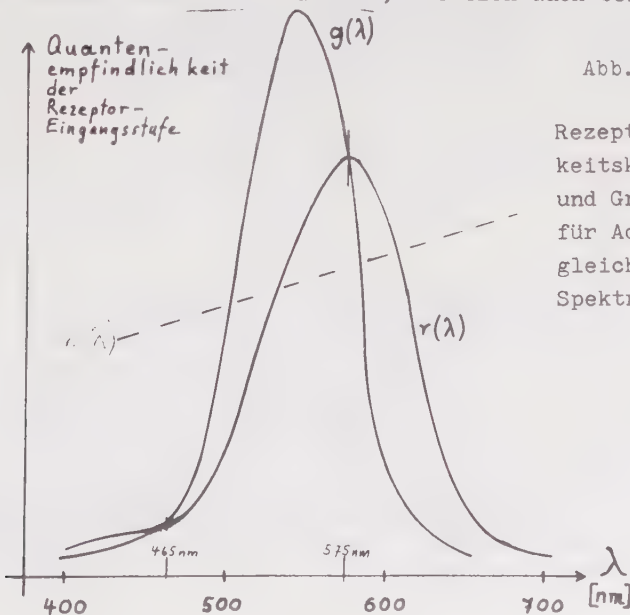


Abb. II₁₇

Rezeptorempfindlichkeitskurven der Rot- und Grün-Rezeptoren für Adaptation an ein gleichenergetisches Spektrum $n(\lambda)$

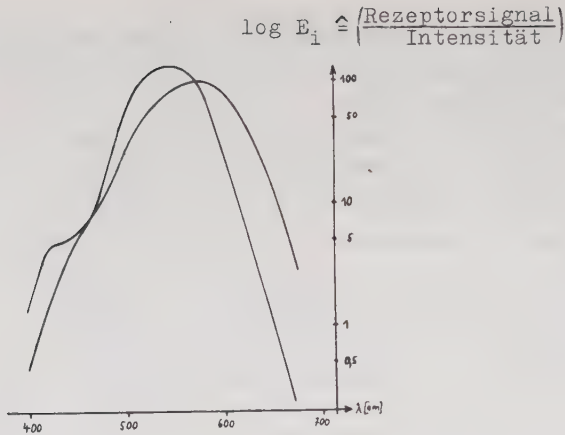


Abb. II₁₈ Die Logarithmierung der internen Rezeptorsignale erzeugt das Rezeptorausgangssignal

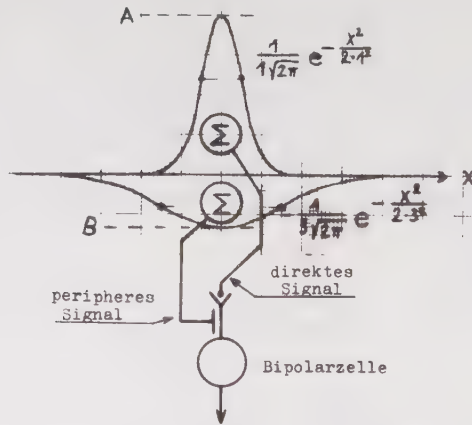


Abb. II₁₉ 1:1 -Abbildung der Rezeptorsignale auf die Bipolareingänge — unabhängig von der Rezeptordichte.

Im Gleichgewicht (bei den invarianten Farbtönen $\lambda = 465\text{nm}$ und $\lambda = 575\text{nm}$) muß die Summe der Peripheriesignale gleich der Summe der direkten Signale sein — unabhängig von der absoluten Intensität :

$$\int A \cdot e^{-\frac{x^2}{2a^2}} \cdot r(\lambda_{inv}) \cdot I_{\lambda_{inv}} dx \hat{=} \int B \cdot e^{-\frac{x^2}{2b^2}} \cdot g(\lambda_{inv}) \cdot I_{inv} d\lambda$$

wirkung der sie erzeugenden Strahlung nicht ändern. Das bedeutet, daß eine Änderung des sie erzeugenden Systems durch Signaladaptation nicht stattfindet. Abb. II₂₀ zeigt entsprechende Messungen von Fedorowa, 1941.

Nach der obigen Definition sind die Invarianten Farben von den Reinen Farben der Wahrnehmungspsychologie zu unterscheiden. Diese sind nicht durch die obige Adaptationsinvarianz, sondern durch ihre psychologische Einfachheit bzw. Unzerlegbarkeit definiert. Sie sind den Nullstellen in der Übertragung spektraler Signale eines Gesamtfarbkkanals zuzuordnen (s. Kap. III B₃).

Nur durch unsere obige Konvention der 1:1-Abbildung von Rezeptorausgangs- auf summierte Bipolareingangs-Signale fallen die Invarianten Farbtöne mit den Reinen Farbtönen zusammen. Falls jedoch z.B. das Bipolarsignal bei 465nm (2. Schnittpunkt der Rot- und Grün- empfindlichen Zapfen) nicht = Null ist für Neutraladaptation (Abweichung von der Modellkonvention), ist der hier erzeugte Farbton kein reines Blau mehr, obwohl er gegen Adaptation mit der Wellenlänge $\lambda = 465\text{nm}$ invariant ist.

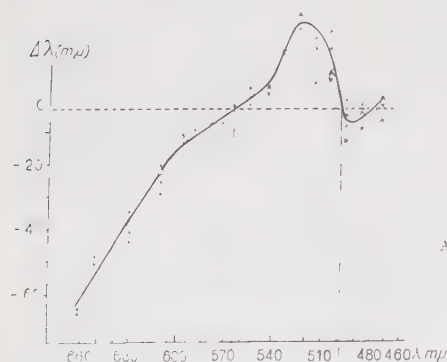


Abb. II₂₀

Änderung der Farbe durch chromatische Adaptation
 Abszissen: Wellenlänge des Lichtes, an das adaptiert wird;
 Ordinaten: entsprechende Änderungen $\Delta\lambda$.
 (Nach FEDOROWA 1941.)

* Zukünftige Experimente müssen zeigen, ob die Modellannahme der Identität von Reinen und Invarianten Farben im obigen Sinne ohne Korrektur aufrechterhalten werden kann.

Abschnitt 3 : Intensitätsantwort-Eliminierung aus einem Farbsignal -eine Modellforderung

Nachdem die Struktur des Rezeptiven Farbfeldes für das Modell aufgestellt ist, wenden wir uns nun dem Zusammenwirken der vier Zelltypen zu, die zu einem Kanal gehören (in diesem Fall Rot/Grün -Kanal).

Zunächst stellen wir fest:

Eine einzelne der vier Zellen ist nicht in der Lage, ein Signal zu liefern, das der Ausgangsgröße (Wahrnehmungsqualität) "Farbton" entspricht.

Das machen wir uns folgendermaßen klar:

Wir nehmen eine beliebige Farbzelle (z.B. eine R-on-Zentrums-G-off-Peripheriezelle, s. Abb. II₂₁) und reizen sie mit einem Intensitätssprung einer Wellenlänge, deren Wahrnehmung eine Reine Farbe ergibt, Abb. II₂₁. Die Bewegung des Intensitätssprunges in Pfeirichtung führt -Augenbewegungen imitierend- zum schematisch in Abb. II₂₁ dargestellten Signal: Die Farbzelle reagiert in diesem Fall genauso wie eine achromatische Zelle -sie zeigt einen Intensitätszuwachs an. Die Reaktion dieser Farbzelle auf einen Wellenlängensprung

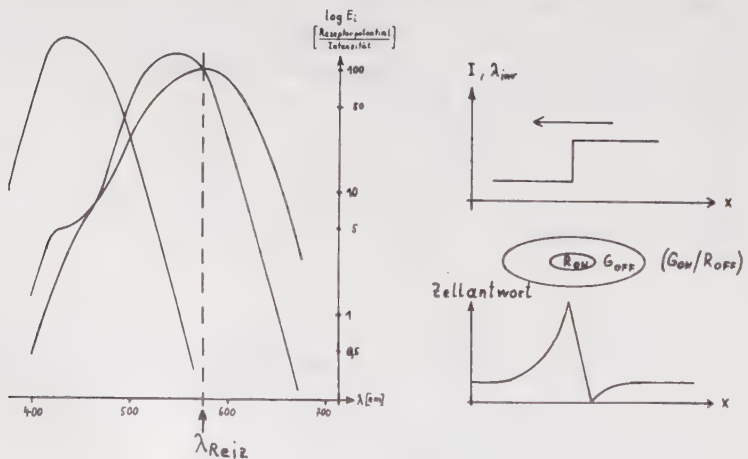


Abb. II₂₁ Intensitätsantwort einer Farbzelle des Typs O+F (schematisch); durch die räumliche Struktur der Zelle wird der Intensitätssprung im wesentlichen differenziert.

zeigt die Abb. II₂₂. Man sieht, daß in diesem Fall die Zelle anders als beim Intensitätssprung reagiert: Die Peripherie führt zu einer Signaländerung im gleichen Sinne wie der Zentrumsbeitrag; der Gleichanteil des Wellenlängensignals wird übertragen, eine Differentiation findet nicht statt.

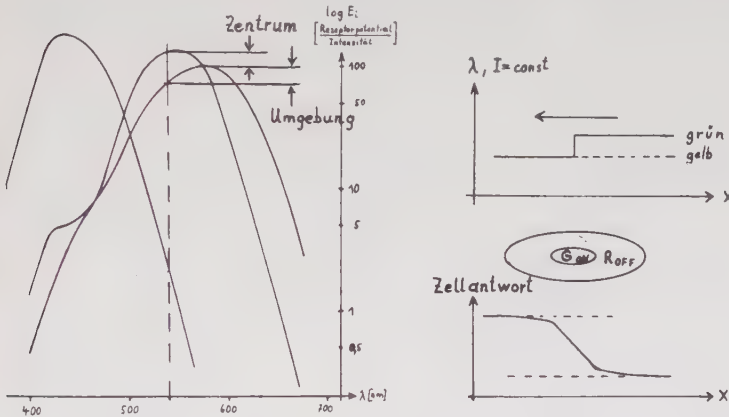


Abb. II₂₂ Wellenlängenantwort einer Farbzelle des Typs O+F (schematisch); die Zelle ändert ihr Signal durch gleichsinnige Beiträge von Zentrum und Peripherie; der Gleichanteil (Ortsfrequenz Null) des Signals wird übertragen.

Die Kombination der Intensitätsantwort von Abb. II₂₁ und der Wellenlängenantwort von Abb. II₂₂ ergibt die Gesamtantwort im allgemeinen Fall (beliebige Wellenlänge, beliebige Wellenlängen und Intensitäts-Muster; vgl. allgemeine Behandlung in Kap. V):

Diese ist also eine Funktion des Intensitäts- als auch des Wellenlängensprunges!

Sie kann zerlegt gedacht werden in einen Intensitäts-Anteil und einen Farb-Anteil. Falls nicht ein kortikaler Mechanismus existiert, der beide Anteile trennen kann, ist folgendes festzustellen:

Das Ausgangssignal einer einzelnen chromatischen Zelle des Typs O+F (mit räumlich unterschiedlichen

Verteilungen von Zentrums- und Peripherie- Eingängen) enthält Informationen über Wellenlängen- und Intensitätsunterschiede.* Ein solches Signal entspricht nicht der Wahrnehmungsqualität "Farbton", welche intensitätsunabhängig ist (wenn man den Bezold-Brücke-Effekt als Störung vernachlässigt). Eine weitere Verarbeitung der Signale der vier Zelltypen ist nötig, um im Wahrnehmungsraum eine Differenzierung von Farbton und Helligkeit zu erreichen.

Eine Vorstellung vom Verarbeitungsmechanismus der 4 Zelltyp-Signale bekommt man bei der Betrachtung der sehr seltenen Farbzellen**, die keine räumliche Struktur aufweisen (Abb.II₁₆, Typ F). Diese haben genau die Eigenschaften, die es erlauben, der Zellantwort die Bedeutung eines reinen von Intensitätseinflüssen freien Farbtönsignals zukommen zu lassen:

Es existieren die oben genannten Punkte der Reinen Farben, bei denen ein Intensitätssprung keine Zellantwort hervorruft (Wiesel und Hubel).

Ein Hinweis von Wiesel und Hubel (1966) führt darauf, daß räumlich nicht strukturierte Farbzellen (Abb.II₁₆, unten) aus je 2 räumlich strukturierten Farbzellen zusammengesetzt sind, s. Abb.II₂₃. In ihrer Arbeit stellten sie fest, daß beide Zellarten nur dann ein Signal abgeben, wenn die Zentren ihrer Rezeptiven Felder beleuchtet werden. Somit enthält die Typ F - Zelle einerseits die Aussteuerungseigenschaften (Sättigung) der Typ O+F - Zelle, andererseits zeigt die Antwort keinen Intensitätsanteil. Alle Charakteristiken der Farbzelle vom Typ F erzeugt die Verschaltung der Abb.II₂₃. Analog nehmen

*Das geht außerdem sehr deutlich aus Arbeiten von DeValois und Pease 1971 und DeValois 1972 hervor. Hier wird explizit die unterschiedliche Reaktion der Typ O+F-Farbzellen auf $\Delta\lambda$ - Sprünge einerseits und ΔB -Sprünge andererseits demonstriert.

**In einer neuen Arbeit von Dow 1974 werden diese Zellen auf simple-cell Niveau weitaus häufiger gefunden als bei Wiesel und Hubel.

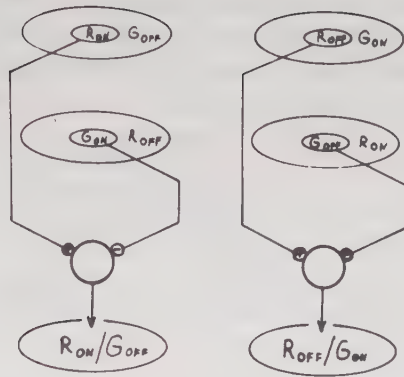


Abb. II₂₃ Verschaltung der Reinen Farbzellen (Typ F). Eine denkbare Alternative ist die synergistische Verschaltung der Abb. I₁₈ mit R_{ON} - und G_{ON} -Zellen. Elektrophysiologische Versuche, die das unterschiedliche Zeitübertragungsverhalten von Zentrum und Umgebung der Ganglienzellen berücksichtigen, könnten eine endgültige Entscheidung ermöglichen.

wir an, daß Rot-ON- mit Grün-ON-Zellen zusammenwirken, um die Eliminierung von Intensitätseinflüssen auf die Wellenlängensprungantwort zu bewirken.

Man könnte noch andere Vorschaltungsmöglichkeiten in Betracht ziehen; z. B. Rot-ON gegen Grün-OFF. Ein Gegenbeispiel widerlegt diese Ansicht (Abb. II₂₄).

Ein Intensitätssprung der Wellenlänge eines Reinen Farbtons erzeugt in einer Rot-ON-Zelle dieselbe Antwort wie in einer Grün-ON-Zelle. Bei Subtraktion kompensieren sich die Antworten; im corticalen Rot/Grün-Empfänger wird kein Signal aufgebaut.

Eine OFF-Zentrumszelle erzeugt nur eine Antwort bei Bewegung in der Gegenrichtung. Eine Kompensation des Intensitätseinflusses wäre unmöglich bei Kombination einer ON- mit einer OFF-Zelle.

Dagegen müssen die OFF-Zellen ebenso gegeneinander wirken wie die ON-Zellen, um auch negative Helligkeitssprünge zu kompensieren (Abb.II₂₄, untere Sprungantworten).

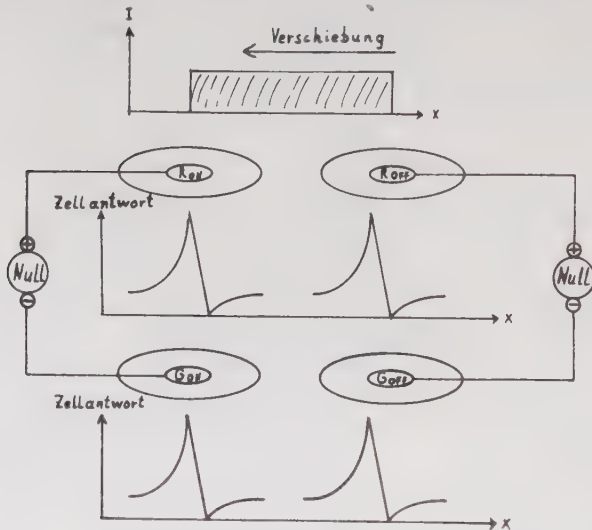


Abb.II₂₄ Kompensation von Intensitätsantworten der Farbzellen des Typs O+F. On-Zellen müssen jeweils zusammenarbeiten, ebenso Off-Zellen. Eine Kombination von On- und Off-Zellen ist nicht möglich, da ihre Antworten nicht simultan erzeugt werden.

Weitere Voraussetzungen müssen erfüllt sein, um bei Gültigkeit der Verschaltung von Abb.II₂₃ eine Entkopplung von Farbton und Helligkeit zu erreichen:

- a) Die Übertragungsnichtlinearität muß für die Signale eines Paares von Kompensationszellen gleich sein. Abweichungen von dieser Forderung müssen notwendig zu Fehlkompensationen führen, d. h.: Der Farbton ändert sich bei Intensitätssprüngen. Das ist die Grundlage für den Bezold-Brücke-Effekt, den wir in Kap.III, Abschnitt 4 behandeln.

b) Bei gleichartig funktionierenden Kompensationszahlen muß deren jeweilige Dichte (cortikale Signaldichte) übereinstimmen oder ein Kompensationsmechanismus muß cortical unterschiedliche Dichten in der Ganglienzellschicht durch unterschiedliche Wertung bei der Kompensation selbst ausgleichen.

Nach dieser Konstruktion der ON-Zellen und der OFF-Zellen-Wechselwirkung fehlt uns noch die Wechselwirkung zwischen ON- und OFF-Zellen.

Es existiert ein Experiment, das diesbezüglich gewisse grundsätzliche Folgerungen zuläßt (Gerrits, 1970; zur besseren Darstellung abgeändert).

Wir deuten das Versuchsergebnis, das in Abb.II₂₅ dargestellt ist, folgendermaßen:

Beim Ausschalten (c) können keine ON-Signale erzeugt worden sein. Die erzeugten Farb-OFF-Signale sind ein Grün-OFF-Signal und ein Rot-OFF-Signal. Nur das Grün-OFF-Signal kann sinnvollerweise die Wahrnehmung "Rot" hervorrufen.

Diese Wahrnehmung wird hervorgerufen, da die Kennlinienverschiebung der G_{off} -Zelle bei einem grünen Licht größer ist als diejenige der R_{off} -Zelle. Folglich wird beim Ausschalten ein stärkeres G-OFF-Signal als R-OFF-Signal erzeugt. Daher ist die cortikale Ausschalt-Wahrnehmung Rot.

Die entsprechende cortikale Modellverschaltung zeigt Abb.II₂₆.

Die Wahrnehmungsgröße wird somit in Strukturen erzeugt, die gleichermaßen von dem resultierenden Farb-ON-Signal beeinflusst werden wie von dem resultierenden Farb-OFF-Signal.

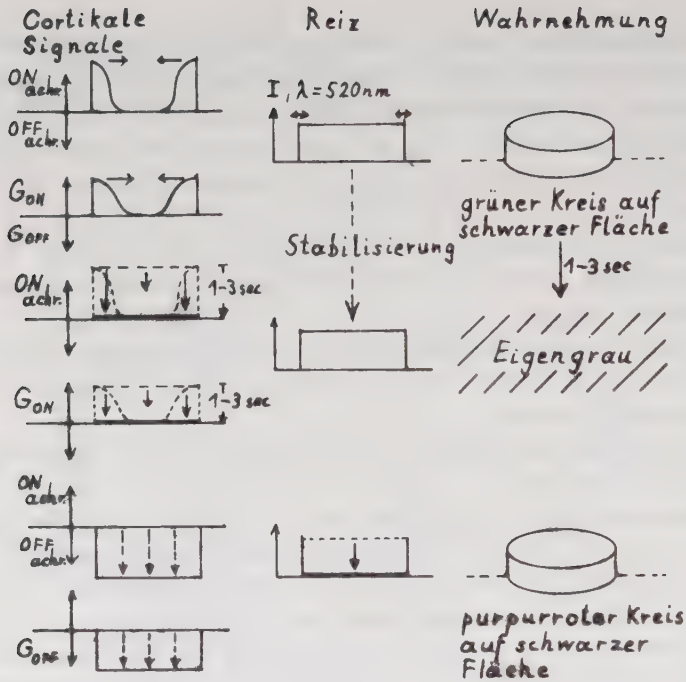


Abb. II₂₅ Die Antwort einer Farb-Off-Zelle erzeugt die Wahrnehmung der Komplementärfarbe.

- Ein kreisförmiger Reiz mit einer Wellenlänge ($\lambda=520nm$), die grün aussieht, wird dargeboten. Das Aussehen wird bei geringer Reizbewegung auf der Netzhaut (Pfeile) durch die Signale der ON-Zellen an den Reizgrenzen bestimmt. Die Reizmitte wird mit diesen Signalen ausgefüllt.
- Der Reiz wird auf der Netzhaut stabilisiert. Nach 1-3 Sekunden ist das gesamte Gesichtsfeld mit dem Eigengrau der Netzhaut ausgefüllt.
- Das Ausschalten des Gesichtsfeldes erzeugt einen äußerst (übernormal) gesättigten purpurroten Kreis.

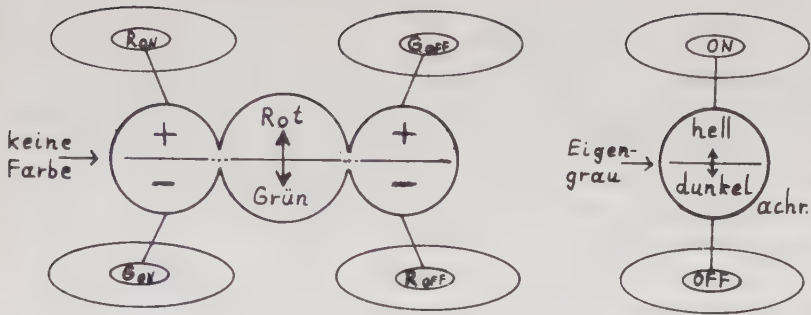


Abb. II₂₆ Cortikale Verrechnung der ON- und OFF-Signale. Die nervöse Realisierung im einzelnen ist unbekannt. Wir benutzen die Hilfsvorstellung, daß gewisse Rot- oder Grün-, Hell- oder Dunkel-Wahrnehmungen durch Ungleichgewichte (Potentiale oder Anregungszustände) beschrieben werden können. "Keine Farbe" und "Eigen-grau" entspricht den Gleichgewichtszuständen.

Abschnitt 4 : Wirkungen von Rezeptor-Adaptation auf das Farbsignal

Bei Reizung des gesamten Rezeptiven Feldes einer chromatischen Modell-Bipolarzelle ist - wie wir in Abschnitt 3 zeigten - , das Ausgangssignal proportional zu der Differenz der Rezeptorausgangssignale, die durch Logarithmierung aus den Fundamentalempfindlichkeiten der Rezeptoren für Neutraladaptation hervorgehen.

Das gilt jedoch - nach Definition - nur, wenn Rezeptoradaptation ausgeschlossen ist. Bei experimentellen Reizungen der Rezeptoren mit monochromatischen Lichtern ist diese Bedingung jedoch nicht mehr streng erfüllt. Wir untersuchen daher im folgenden am Beispiel eines Rot/Grün-Feldes, welchen Einfluß Farbadaptation auf das Farb-Signal der Bipolarzelle hat.

a) langsame Sehstoffzerfallsregelung

Die Isomerisierung eines Sehstoffmoleküls wird durch die Absorption eines Photons lediglich getriggert. Der Mechanismus ist also ein Quantenzähler. Das Ergebnis des Zählprozesses als Reaktion auf eine bestimmte spektrale Verteilung $\phi(\lambda)$ ist das Integral

$$A_i = \int_{350nm}^{750nm} n(\lambda) \cdot E_i(\lambda) d\lambda \quad , \quad i = 1, 2, 3 \text{ für drei verschiedene Rezeptoren}$$

wobei

A_i := interne Rezeptorsignale (Isomerisierungsprodukte)

$n(\lambda)$:= mittlere absorbierte Quantenanzahl

$E_i(\lambda)$:= Fundamentalempfindlichkeiten der Zapfen

Wir nehmen an, daß bei einem bestimmten Signal A_i sich ein Gleichgewichtszustand zwischen Sehstoffzerfall und -regenerierung einstellt, der bei allen Rezeptoren gleich ist. Das heißt, wir setzen für unser Modell gleiche Sehstoffadaptationsmechanismen für die 3 Rot-, Grün- und Blau -Zapfen voraus.

Gleichgewicht heißt dann: $A_{i,rot} = A_{i,grün} = A_{i,blau} (+)$

Wir nehmen weiterhin an, daß der Gleichgewichtszustand (für isolierte Reize) die Wahrnehmung "Weiß" hervorruft. Da ener-

*Fundamentalempfindlichkeit = Sehstoffempfindlichkeit x Transmissionsgrad der vorgeschalteten Filter der Augenmedien.

gleiches Licht weiß aussieht, muß hier die Bedingung (+) erfüllt sein. In diesem Sinne sind die Empfindlichkeitskurven der Abb. II₂₇ im Gleichgewicht: Die entsprechenden Rezeptoren absorbieren dieselbe Quantenanzahl.

Durch die Lage der Empfindlichkeitsschnittpunkte, die unter den vorgenannten Bedingungen (Abschnitt 3) Reinen Farben im psychophysischen Experiment entsprechen, kann der Weiß-Adaptationszustand genau definiert werden. Ebenso sind Abweichungen vom Gleichgewichtszustand durch Verschiebungen der Reinen Farben im Spektrum erkennbar.

Die monochromatische Reizung mit 490nm verschiebt z.B. bei Erreichung eines neuen vollständigen Gleichgewichts den 465nm -Schnittpunkt nach 490nm und den 575nm -Schnittpunkt nach 540nm, s. Abb. II_{27b}. Dieser Verschiebung entspricht die Verschiebung der Reinen Farben, die man experimentell fest-

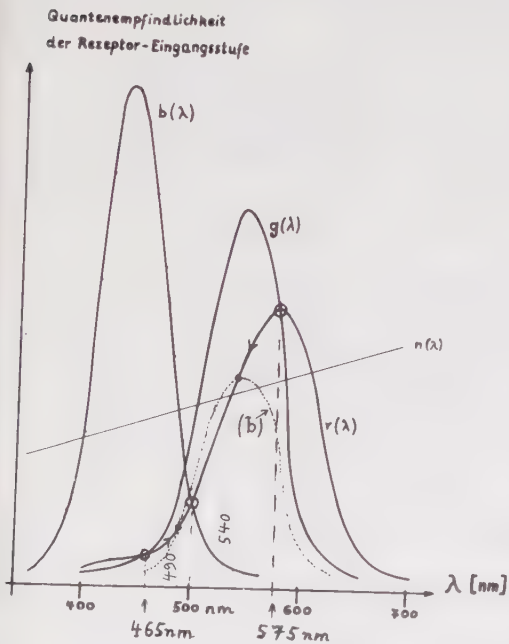


Abb. II₂₇ Quantenempfindlichkeit des Rezeptoreingangs der "Rot"-empfindlichen Zapfen: $r(\lambda)$, der "Grün"-empfindlichen Zapfen: $g(\lambda)$ und der "Blau"-empfindlichen Zapfen: $b(\lambda)$. Die gezeichneten Empfindlichkeiten stellen sich ein bei Adaptation an ein gleichenergetisches Spektrum ($\sim$ Quantenzahlverteilung $n(\lambda)$).

* Das gilt beim Experiment nicht exakt, da das neue Gleichgewicht eine ständige Regelabweichung nicht vermeiden kann.

stellen kann, da die Sehstoffzerfallsregelung relativ zu Reizerkennungszeiten (0,5sec) sehr langsam arbeitet. Auf die beschriebene Art und Weise wurden Adaptationseinflüsse, die bei den in Kap.I beschriebenen Messungen durch das Umfeld hervorgerufen wurden, bestimmt, vgl. Kap. IV A.

b) Schnelle Rezeptorregelung

Wenn wir kurze monochromatische Testreize (0,5 - 1,0sec) auf einer weiß-adaptierten Retina (Gleichgewichtszustand) darbieten, so ist die Sehstoffzerfallsregelung zu vernachlässigen. Doch kann ein Einfluß der schnellen Regelung (vgl. Kap. II A) nicht ausgeschlossen werden.

Für den Fall der Empfindlichkeitskurven des R/G -Bipolarfeldes schätzen wir die Wirkung aufgrund unseres Regelungsmodelles der Abb. II₅ ab:

Wir sahen in Abschnitt A₂, daß eine Erhöhung des internen Rezeptorsignals A_i um den Faktor a : $A_i \rightarrow a \cdot A_i$ das Rezeptorausgangspotential um $\log a$ erhöht:

$$A_o = \log A_i \rightarrow \log (A_i \cdot a) = A_o + \log a$$

Das erhöhte Ausgangssignal $A_o + \log a$ regelt die Verstärkung so zurück, daß eine bleibende Regelabweichung resultiert; die Potentialerhöhung $\log a$ wird auf einen Bruchteil $\frac{1}{r}$ zurückgeregelt : $\log a \rightarrow \frac{1}{r} \cdot \log a$.

Die Wirkung auf das Differenzsignal des Rot-Grün-Kanals ist folgende (Abb. II₂₈) :

Das Ausgangssignal im Ruhezustand sei A_o für die Rot- und für die Grün- Zapfen bei Reizung mit einer festen Intensität I_o der Wellenlänge λ_Y . Durch Änderung der Reizwellenlänge von λ_Y auf λ_G entsteht im Rot -Zapfen das Signal $A_o - \Delta A_r$, im Grün -Zapfen das Signal $A_o + \Delta A_g$. Die Differenzen $-\Delta A_r$ und $+\Delta A_g$ sind die Regelabweichungen, die durch die Wirkung der Regelung auf den Bruchteil $\frac{1}{r}$ zurückgeregelt werden :

$$A_o + (-\Delta A_r) \xrightarrow{\text{Regelung}} A_o + \left(-\frac{1}{r} \Delta A_r\right)$$

$$A_o + (+\Delta A_g) \xrightarrow{\text{Regelung}} A_o + \left(+\frac{1}{r} \Delta A_g\right)$$

Die Verschiebung, die die Fundamentalempfindlichkeitskurven durch die Regelung erfahren, ist in Abb. II₂₈ für r=2 einge-

zeichnet. Die Regelung funktioniert bei allen Wellenlängen. Der generelle Effekt ist eine Verringerung der bipolardifferenzantwort, die ohne schnelle Regelung erzielt worden würde, um den Faktor r :

Die Differenz der Rezeptorsignale ist:

$$A_0 + \Delta A_g(\lambda) - (A_0 + \Delta A_r(\lambda)) = \Delta A_g(\lambda) - \Delta A_r(\lambda) = \Delta_{r,g}$$

Die Differenz der Rezeptorsignale nach der Regelung ist:

$$A_0 + \frac{1}{r} \cdot \Delta A_g(\lambda) - (A_0 + \frac{1}{r} \Delta A_r(\lambda)) = \frac{1}{r} \cdot (\Delta A_g(\lambda) - \Delta A_r(\lambda)) = \frac{1}{r} \cdot \Delta_{r,g}$$

Bei üblichen Reizkonfigurationen (2° -Feld mit Umfeld) ist nicht zu erwarten, daß sich bei Reizdarbietung ohne strenge Fixation (Stabilisierung der Augenbewegungen) das Regelgleichgewicht vollständig einstellt, da die Augenbewegungen den Testreiz (im Beispiel: λ_G) nur während eines Bruchteils

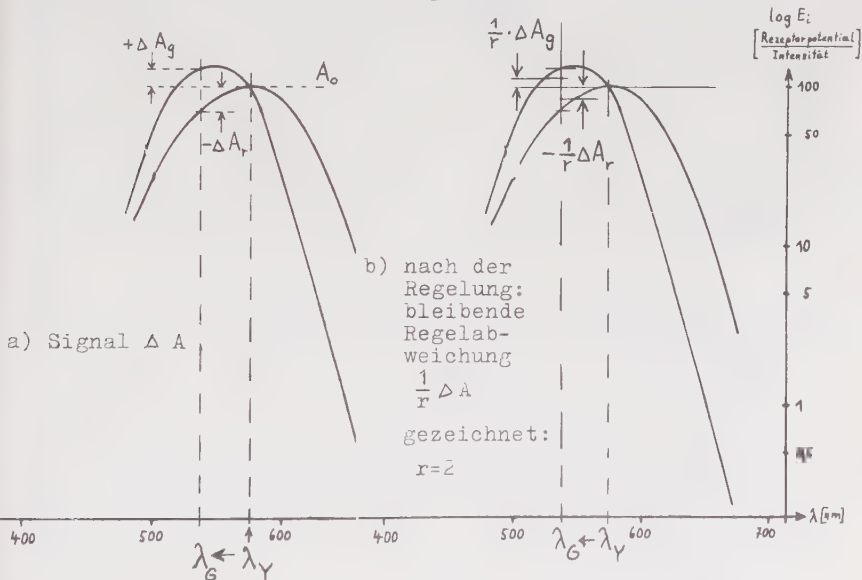


Abb. II 28 Wirkung der schnellen Rezeptoradaptation am Beispiel des R/G-Kanals : Die effektive Signaldifferenz wird um einen konstanten Faktor -für feste Reizkonfiguration- verringert.

der Beobachtungszeit an einer festen Stelle der Retina abbilden. Daher ist je nach Versuchsbedingungen (Fixation) der obige Regelungsfaktor zu verändern.

Da die Regelung sehr schnell ist, läßt sich ihre Wirkung experimentell nicht auf die gleiche Weise bestimmen wie im ersten Fall (a) bei der langsamen Regelung.

Zur Beschreibung der Experimente von Kap.I werden wir in Kap.IV einen Faktor $r = 3$ benützen.

Teil D : Das Gesamtschema

Der Versuch von Abb. II₂₅ liefert eine weitere wichtige Erkenntnis.

Durch das Ausschalten des stabilisierten grünen Reizes ist eine achromatische OFF-Aktivität entstanden, die in der achromatischen Struktur allein eine Wahrnehmung hervorrufen müßte (falls dies eine Wahrnehmungsebene wäre), die dunkler als das Eigengrau ist; d. h., der Kreis müßte tiefschwarz (ohne Helligkeit) aussehen.

Der gesättigte purpurne Kreis hat aber durchaus eine wesentlich von Null verschiedene Helligkeit. Diese dürfte er nicht haben, wenn allein das Ausgangssignal der Struktur, die allein von achromatischen Eingangszellen besetzt ist, zur Wahrnehmungsgröße "Helligkeit" beiträgt. Das heißt also, daß ein Farbsignal $\neq$ Null schon eine gewisse Eigenhelligkeit besitzt. Diese nennen wir Farbhelligkeit.

Die Wahrnehmungssumme von Farbhelligkeit und achromatischer Helligkeit fassen wir zusammen zur Gesamthelligkeit. Damit erhalten wir für die bisher besprochenen Systemeigenschaften ein Gesamtschema der Abb. II₂₉.

Schema II₂₉ ist das Endprodukt der Bemühungen dieses Abschnitts, Differenzierungen des visuellen Systems zu schaffen durch möglichst enge Bezugnahme auf elektrophysiologische Messungen.

Mit Hilfe dieser globalen Grundstruktur können schon wesentliche - sich in psychophysischen Versuchen manifestierende - Grundeigenschaften des visuellen Systems in einem komplexen Modell zusammengefaßt werden (Kap. III, IV). Eine Differenzierung des kortikalen Rekonstruktionsteils wird erst durch die Resultate spezieller Schwellen- und Adaptationsversuche nötig, auf die wir in dieser Arbeit nicht eingehen.

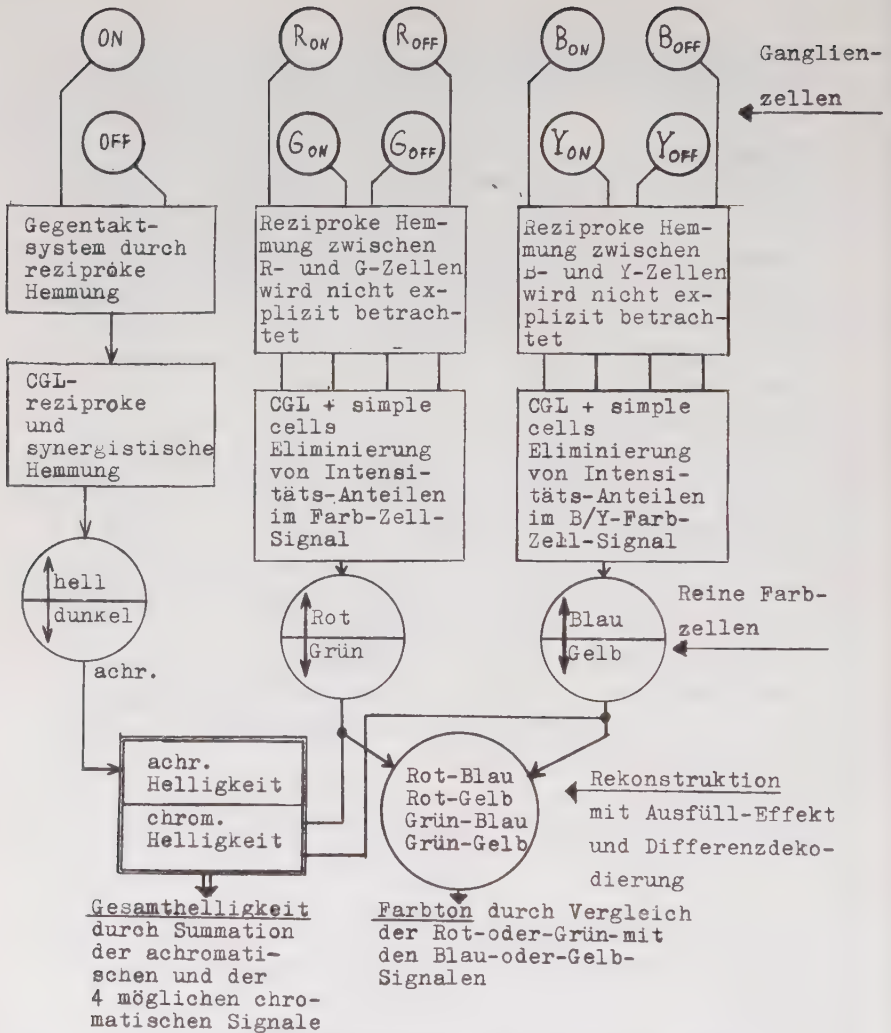


Abb. II₂₉ Grundstruktur des visuellen Systems als Resultat der Überlegungen von Kap. I.

Die Gesamthelligkeit setzt sich aus den achromatischen und den chromatischen parallel übertragenen Signalen zusammen.

"Farbton" wird aus den corticalen Farbsignalen, die aus parallelen Afferenzen gewonnen werden, durch eine "höhere Vergleichung" erzeugt.

Kapitel III Quantitative Auswertung des Strukturmodells von Kapitel II: Fundamental-Empfindlichkeitskurven und Wahr- nehmungsgrundgröße Farbton

Einleitung

Die quantitative Behandlung der Farbtonübertragung (und der Helligkeitsübertragung, s. Kap. IV) erfordert außer der Angabe der Systemkennlinien die Annahme eines Satzes von 3 Fundamental-Empfindlichkeitskurven (im Folgenden abgekürzt: FE-Kurven).

In Verbindung mit der qualitativen Modellstruktur von Kapitel II sollten aus den "richtigen" FE-Kurven alle Eigenschaften von Farbton (und Helligkeit) abzuleiten sein. Es stellt sich die Frage: Wie findet man die "richtigen" FE-Kurven? Eine eindeutige Antwort auf diese Frage wird erschwert dadurch, daß keine einzelne Eigenschaft des visuellen Systems existiert, die einen eindeutigen Rückschluß auf die FE-Kurven zuläßt. Allgemein wird z.B. die Auffassung vertreten, (vgl. Wright, 1936) daß eine lineare Transformation von Primärvalenzen auf die FE-Kurven führen würde. Diese Aussage kann jedoch nach unserer Modellvorstellung nur approximative Gültigkeit haben, da nach der -elektrophysiologisch nachgewiesenen (s. Kap. II)-schnellen Rezeptorregelung eine nichtlineare Systemänderung während der Nachmischung eines Testreizes durch die Eichlichter stattfindet, so daß vor der Transformation eine nichtlineare Korrektur durchzuführen ist (vgl. Abschnitt 2 dieses Kapitels). Wenn diese Ableitung dennoch ohne Korrektur durchgeführt wird, dann ist die Transformation immer noch auf ∞ -verschiedene Art und Weisen möglich. Erst die Hinzunahme weiterer Randbedingungen ermöglicht eine eindeutige Berechnung der FE-Kurven. (Zusammenfassende Übersicht bei Wright, 1936). Daher findet man je nach Theorie des Autors andere FE-Kurven.

Eine Überprüfung der bekannten FE-Kurven (s.o. Wright, Walraven, Hassenstein) nach den weiter unten aufgestellten Kriterien führt zu einer Ablehnung.

Die Kriterien, denen unsere neuen FE-Kurven genügen sollen, sind die folgenden:

- 1) Im neutralen Regelungsgleichgewicht absorbieren alle Rezeptoren die gleiche Quantenanzahl bei Bestrahlung mit gleichenergetischem Licht. Dieses sieht dann weiß aus.
- 2) Invariante Farben (Reine Farben^N) liegen an den Schnittpunkten der FE-Kurven.
- 3) Die einzelnen FE-Kurven entsprechen in ihrem spektralen Verlauf den Hellempfindlichkeitskurven von Zapfenmonochromaten.

Additive Kombinationen von je 2 FE-Kurven entspricht den Hellempfindlichkeitsfunktionen von Dichromaten.

Die unter diesen Bedingungen durch trial and error gewonnenen FE-Kurven (Abb. III_{1a,b}) werden von uns als vernünftige Annäherung an die "richtigen" FE-Kurven betrachtet.

Im folgenden 2. Teil des Kapitels stellen wir uns auf den Standpunkt, das unser Satz von FE-Kurven willkürlich postuliert worden wäre. Dann ist zu beweisen, daß die Eigenschaften von Farbton und Helligkeit unter der Randbedingung unserer Modellstruktur abzuleiten sind. In diesem Sinne werden zunächst einige Eigenschaften der niederen Farbmatrik aus den FE-Kurven abgeleitet:

- a. Der Spektralfarbenzug wird dargestellt (Abb. III₆). Er dient als Ausgangspunkt für die
- b. Ableitung der den Wrightschen Farbmischdaten (im WDW-System) entsprechenden Modelldaten. Man sieht, daß eine Übereinstimmung zwischen unseren und Wrights Daten (vgl. Abb. III₁₀) verbessert werden kann durch Anwendung des in Kap. II beschriebenen Prinzips der schnellen Rezeptorregelung und deren Wirkung auf die relative Lage der FE-Kurven. Das unterstützt unsere These von der Wirkung der schnellen nichtlinearen Rezeptorregelung bei Farbmischexperimenten. Eine weitere Bestätigung der Richtigkeit unserer FE-Kurven sehen wir in der
- c) Ableitung der Daten der Kompensationsversuche von Jameson und Hurvich. Deren besondere Wichtigkeit liegt darin, daß die Meßdaten von Jameson und Hurvich auf direktestem Wege (nämlich durch einfache Subtraktion) aus unseren FE-Kurven hervorgehen.

Der Einfluß weiterer Prinzipien, insbesondere der Einfluß der schnellen Rezeptoradaptation, werden durch die Art der Versuche ausgeschlossen. Dadurch erhöht sich die Beweiskraft dieser Ableitung (vgl. die Ergebnisse in Abb. III_{14,15})

d) Der Bezold-Brücke-Effekt ist ebenfalls aus den FE-Kurven mit der Annahme einer definierten (elektrophysiologisch gemessenen) Übersteuerungsnichtlinearität abzuleiten (Abb. III₂₅)

Eine letzte Grundeigenschaft der Farbtonübertragung ist die

e) Farbtorschwelle als Funktion der Wellenlänge. Sie wird in Abschnitt 5 approximativ ausgerechnet.

Abschließend können wir bemerken, daß die Güte unserer FE-Kurven wie sie sich bei den obigen Ableitungen zeigt, schon sehr*zufriedenstellend ist, so daß wir sie als Grundlage für die Berechnung der Modellfarbhelligkeit im folgenden Kapitel IV verwenden können.

* Eine weitere Möglichkeit, die FE-Kurven zu überprüfen, ergibt sich aus der Ableitung derjenigen Funktionen, die bestimmte Farbfehlsichtigkeiten beschreiben. Qualitative Vorbetrachtungen lassen vermuten, daß eine solche Ableitung ohne Widersprüche möglich ist (vgl. Bemerkungen am Schluß dieser Arbeit).

Teil A : Fundamentelempfindlichkeitskurven des quantitativen Modells

In Abb.III_{1a} sind die Fundamental-Empfindlichkeitskurven (abgekürzt: FE-Kurven) dargestellt, die aus den in der Einleitung genannten Bedingungen 1)-3) hervorgehen.

Die relativen Empfindlichkeiten sind so eingestellt, daß für die Adaptation an ein gleichenergetisches Spektrum Adaptationsgleichgewicht herrscht (Die Flächen unter den Kurven sind also gleich). Die Schnittpunkte der Kurven, die invarianten Farben entsprechen, liegen dadurch bei 575nm, 500nm und 465nm.

Abb.III_{1b} zeigt eine Umrechnung der Energieempfindlichkeiten von Abb.III_{1a} in Quantenempfindlichkeiten. Das interne Rezep-

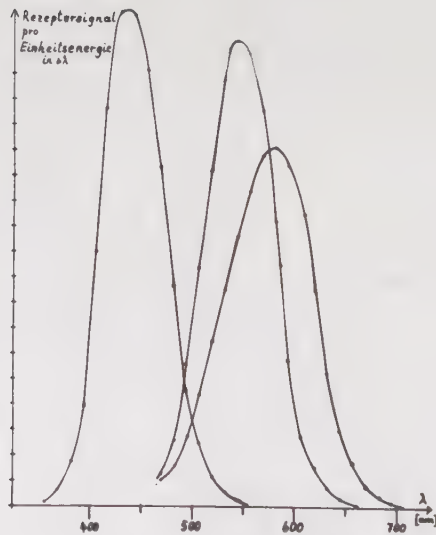


Abb.III_{1a} Energieempfindlichkeiten der Zapfen als Grundlage für die Farbtonerzeugung. Die Flächen unter den Kurven sind gleich: Neutraladaptation.

torsignal A_1 vor der Membran-log-Transformation kann für gleichquantige monochromatische Reize direkt abgelesen werden; es ist proportional zu den Quantenabsorptionen, die den Adaptationszustand bestimmen.

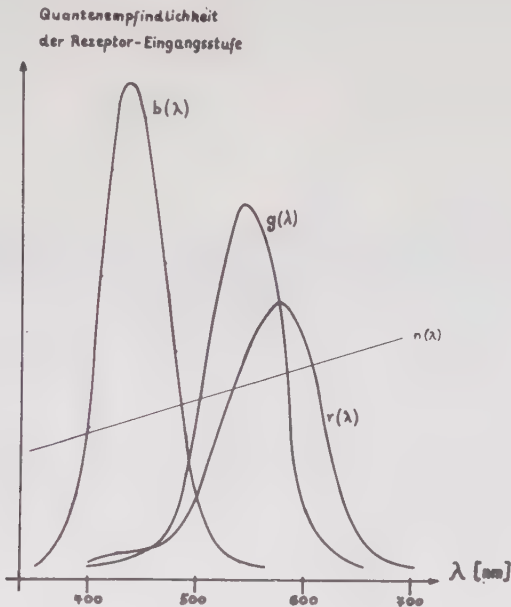


Abb. III_{1b} Quantenempfindlichkeit der Rezeptoren
Die Kurven sind auch als reales internes Rezeptorsignal A_1 (vgl. Modell der Abb. II₅) vor der Membran-log-Transformation zu betrachten für monochromatische Reize mit gleichverteilter Einheitsenergie.

Da wir bei den folgenden Farbsignalberechnungen von einem festen Adaptationszustand (der langsamen Adaptation durch Sehstoffzerfall) ausgehen, benutzen wir die allgemein gebräuchlichen Energieempfindlichkeiten, Abb. III₂. Die logarithmische Darstellung der Abb. III₂ dient nicht nur der genaueren Darstellung; diese Funktionen entsprechen vielmehr den tatsächlichen Rezeptorausgangssignalen für gleichenergetische monochromatische Reize (s. nächste Seite).

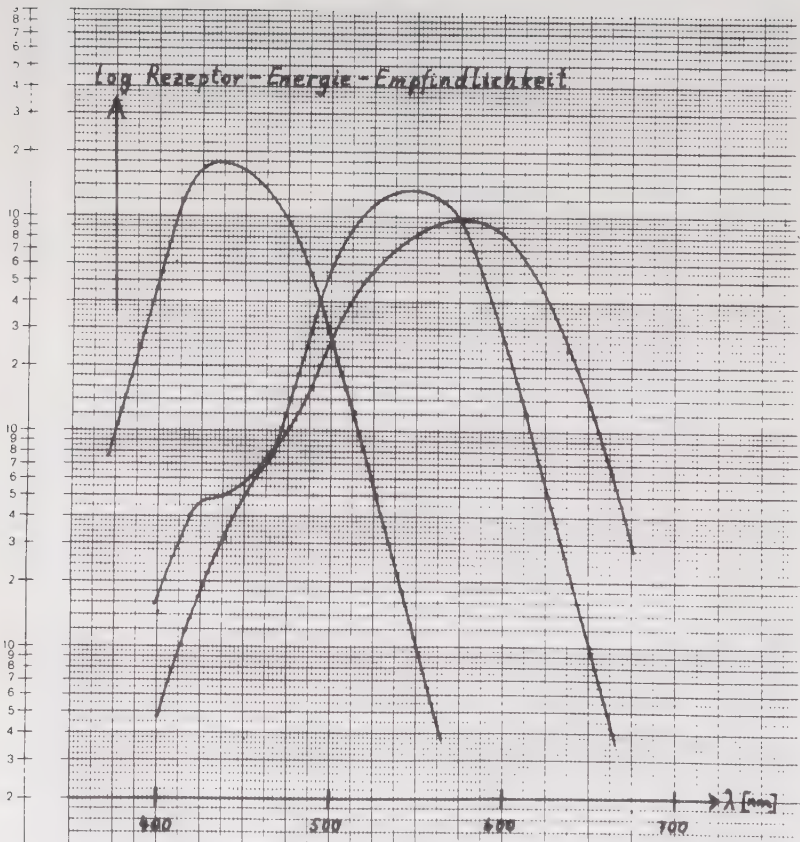


Abb. III₂ Rezeptorausgangssignale für monochromatische Reize der Einheitsenergie. $A_0 = \log A_1$ (nach Modell Abb. II₅).

Teil B : Farbtonverrechnungsstruktur und ihre Eigenschaften

Einleitung

Die Voraussetzungen für die Erzeugung von Farbtönen sind

1. die in Kapitel II entwickelte Modellstruktur mit 2 Farbkä-
nen

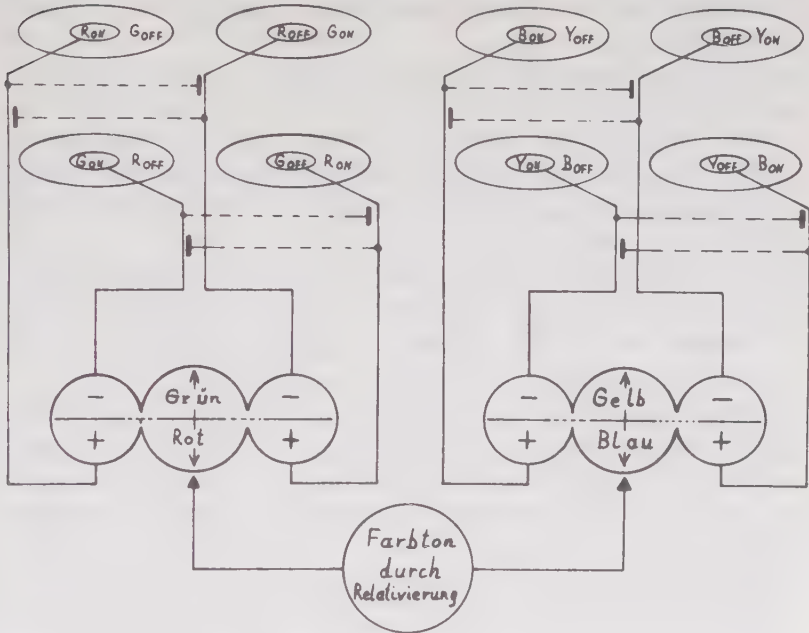


Abb. III₃ Modellschema der Farbtönerzeugung

Die retinalen Signale von je 4 Zellen bilden in den kortikalen Verrechnungseinheiten das Rot/Grün- und das Blau/Gelb- Signal. Die gleichzeitige "Wahrnehmung" dieser Signale erzeugt die Wahrnehmungsgröße Farbton. Die diesem letzten Verarbeitungsschritt zugeordnete Funktion ist unbekannt; sie besteht nicht aus einer einfachen Zellsignal -Addition oder Subtraktion.

Reziproke Hemmverbindungen, die nach demselben Schema wie beim achromatischen Kanal postuliert werden, sind gestrichelt eingezeichnet.

2. die in Teil A dieses Kapitels postulierten FE-Kurven. Der für die Farbtonverarbeitung wichtige Teil des Modells ist in Abb. III₃ zusammengestellt.

Nach dem Schema der Abb. III₃ gilt folgendes: Zur Bestimmung des Farbtons sind 2 Zahlen hinreichend. Die vom B/Y- und R/G-Kanal übertragenen Signale legen einen Punkt auf einer zweidimensionalen Ebene fest.

Der Abstand zweier Punkte (Linienelement) wird von den Eingangsempfindlichkeitsdifferenzen und von den Nichtlinearitäten der Übertragung bestimmt. Die logarithmische Transformation ist wesentlich. Deshalb wird die Metrik des Farbtonraumes vom Signalabstand im kortikalen Dekodiererraum erzeugt und nicht schon in den Rezeptoren.

Eigenschaften des Farbtonsystems, deren Versuchsgrundlage die Einstellungen auf Gleichheit zweier Reize sind, nennt die Farbenlehre "Niedere Farbmatrik". In unserer Modellvorstellung bedeutet diese Einschränkung: Kortikales Empfänger - Differenzsignal = 0 ; es ist zwar eine Übertragungs nichtlinearität wirksam, diese wirkt aber gleichartig auf beide abgeglichenen Reize und hebt sich bei der Differenzbildung heraus. Die Gleichheit zweier Reize wird also schon durch die Rezeptorsignale festgelegt: Wenn die Rezeptorsignale zweier Reize gleich sind, sind auch die Bipolarsignale und die kortikalen Signale gleich. Daher wird die niedere Farbmatrik allein von den Rezeptorabsorptionseigenschaften festgelegt. Die Linearität von Farbmischungsgleichungen ist allein hierauf zurückzuführen.

Abschnitt 1 : Spektralfarbenzug -abgeleitet aus den Modell -FE-Kurven

Zur Darstellung des zweidimensionalen Farbtonraumes eignet sich ein Farbdreieck. Wir ziehen der üblichen Darstellung in willkürlichen Koordinaten und Einheiten eine Konstruktion vor, die direkt aus der Modellstruktur und den postulierten FE-Kurven abgeleitet ist.

wir bestimmen den Spektralfarbenzug: Dazu tragen wir die Farben (Signal) -Anteile des R/G -Kanals (Abb.III₄) für jede Spektralfarbe als Verhältnisgerade in einem gleichseitigen Dreieck auf. Ebenso verfahren wir beim B/Y -Kanal mit den entsprechenden Farbanteilfunktionen der Abb.III₅. Aus der Überlagerung beider Dreiecke erhalten wir durch die Schnittpunkte entsprechender Verhältnisgeraden den Spektralfarbenzug: Abb.III₆. Dieser hat durch die Konstruktion eine unmittelbare anschauliche Bedeutung für die Signalgrößen in den Re-

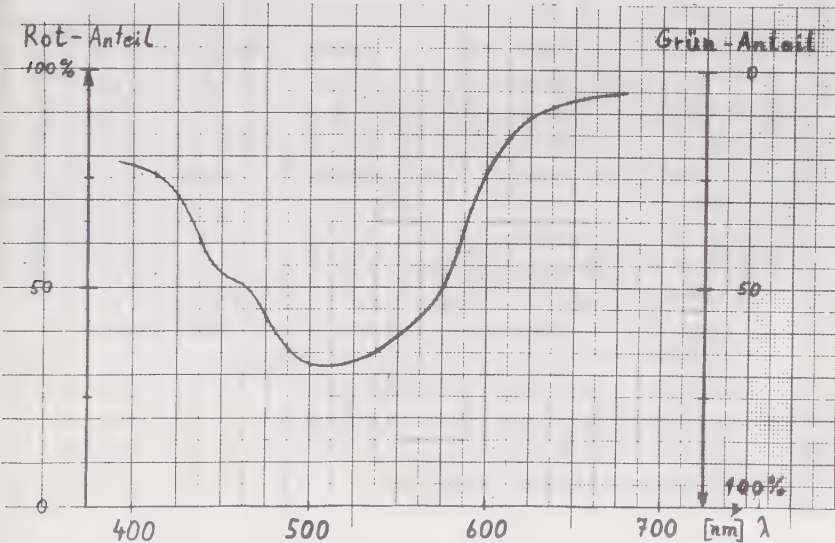


Abb.III₄ Normierte Primärvalenzen für den Rot-Grün-Kanal

$$a_n = \frac{a}{a+b}$$

$$b_n = \frac{b}{a+b}$$

zeptoren (die internen Rezeptorsignale A_1):

Die Lotlängen von einem Punkt des Spektralfarbenzuges auf die Dreiecksseiten entsprechen den normierten internen Rezeptorsignalen A_1 für Neutralstimmung.

Daraus folgt, daß Änderungen der Rezeptorempfindlichkeiten durch Adaptation (Sehstoffkonzentrationsänderungen oder Änderungen der Verstärkung des Enzymverstärkers, s. Abschnitt II A₂) die Form des Spektralfarbenzuges verändern können.

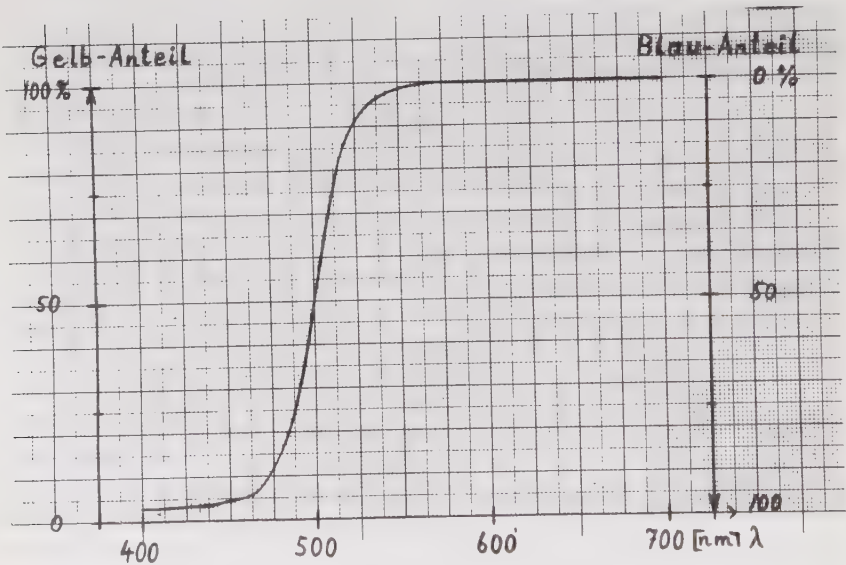
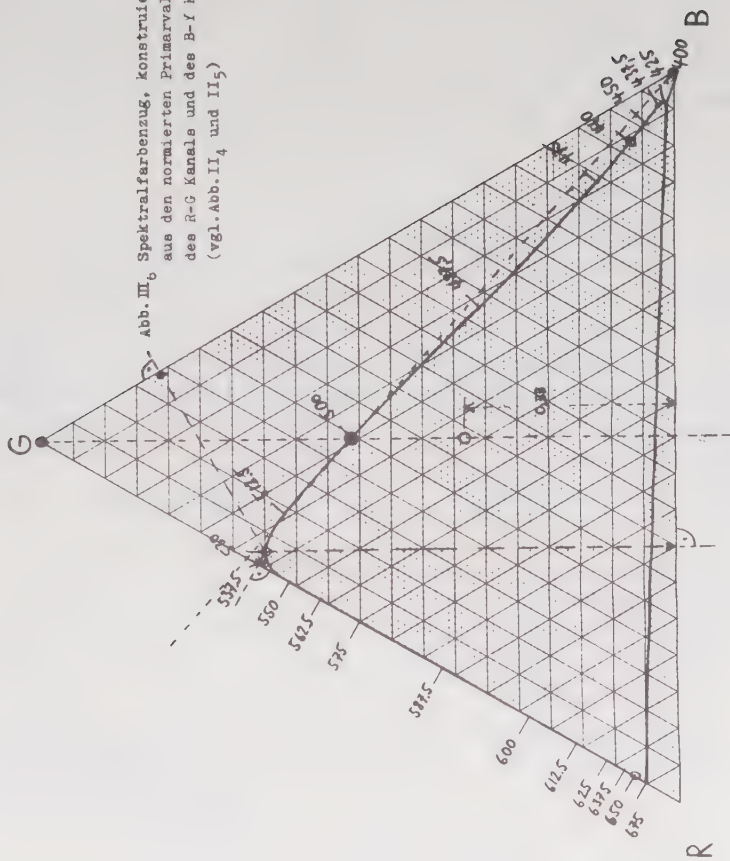


Abb. III₅ Normierte Primärvalenzen für den Blau-Gelb-Kanal

$$a_n = \frac{a}{a+c}$$

$$c_n = \frac{c}{c+a}$$

Abb. III₆ Spektralfarbenzug, konstruiert
aus den normierten Primärvalenzen
des R-G Kanals und des B-Y Kanals
(vgl. Abb. II₄ und II₅)



Abschnitt 2: Vergleiche der trichromatischen Koeffizienten Wrights mit denjenigen des Modells

Die trichromatischen Koeffizienten des Modells (Abb. III₈) werden durch Nachmischung eines monochromatischen Reizes durch virtuelle Zapfeneinzelreizung erzeugt. Das ist im realen Experiment nicht möglich. Wright (1946) benutzte zur Nachmischung monochromatischer Lichter ebenfalls monochromatische Lichter der Wellenlängen λ rot = 650nm, λ grün = 530nm, λ blau = 460nm. Durch je ein Reizlicht werden so gleichzeitig mehrere Zapfen erregt (Abb. III₉).

Aus den Primärvalenzen gewann Wright nach spezieller Umrechnung (Normierung) seine trichromatischen Koeffizienten (Abb. III₁₀). Um unsere, aus der Abb. III₆ ablesbaren, trichromatischen Modell-Koeffizienten (Abb. III₈) mit Wright's Ergebnis vergleichen zu können, müssen wir a) die Wright-Normierung einführen und b) die Modell-Primärvalenzen, die für virtuelle Eichlichter gelten, auf die Wright'schen Eichlichter um-eichen.

Betrachten wir zunächst die virtuelle Zapfenreizung:

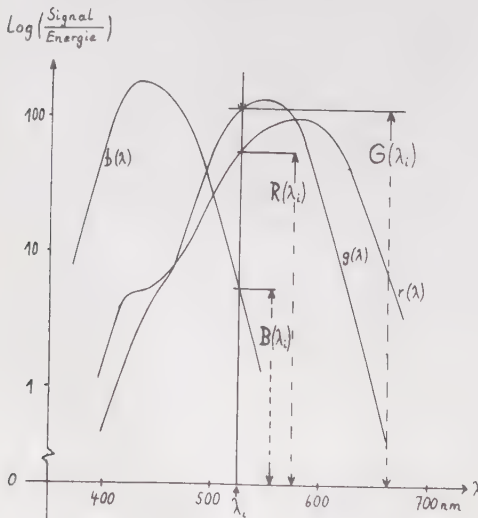


Abb. III₇

Nachmischung durch
Zapfeneinzelreizung,
virtuelle Primär-
lichter

In diesem Fall stellen wir uns vor, daß wir die Zapfensignale, die experimentell durch Bestrahlung der Retina mit monochromatischem Licht erzeugt werden, durch selektive Einzelreizung der 'rot' - , 'grün' - und 'blau' - empfindlichen Zapfen nachmischen können. Bei den in der Abb. III₇ angegebenen Empfindlichkeitsfunktionen $r(\lambda)$, $g(\lambda)$, $b(\lambda)$ erhalten wir im Fall des Abgleichs mit den vom Testreiz (λ_i) erzeugten Signalen $R(\lambda)$, $G(\lambda)$, $B(\lambda)$ 3 Gleichungen:

$$(1) \quad \begin{array}{rcl} R(\lambda_i) & = & a(\lambda_i) \cdot S_r^{\nu R} \\ G(\lambda_i) & = & b(\lambda_i) \cdot S_g^{\nu G} \\ B(\lambda_i) & = & c(\lambda_i) \cdot S_b^{\nu B} \end{array}$$

$\underbrace{\hspace{10em}}$ Erregungen durch mono- chrom. Test- reiz	$\underbrace{\hspace{10em}}$ werden nachge- mischt	$\underbrace{\hspace{10em}}$ durch Zapfeneinzelreizung νB :=virtuell Blau $a(\lambda_i)$ Pri- νG :=virtuell Grün $b(\lambda_i)$ mär- νR :=virtuell Rot $c(\lambda_i)$ valen- zen
---	---	--

Die festen Koeffizienten $S_r^{\nu R}$, $S_g^{\nu G}$, $S_b^{\nu B}$ richten sich nach der Wahl der Einheiten, in denen die Primärvalenzen gemessen werden. Außerdem ändern sie sich, wenn die Empfindlichkeitskurven relativ zueinander verschoben werden (durch Adaptation).

In unserem Fall ist Weiß-Adaptation vorausgesetzt; Einheiten sind beliebig, aber fest. Daher sind die Koeffizienten konstant und einander gleich

$$S_r^{\nu R} = S_g^{\nu G} = S_b^{\nu B} = \text{const.}$$

Die Gleichungen (1) lassen sich in Matrixform schreiben, wenn man die Erregungen R , G , B als Komponenten eines 3-dimensionalen Vektors $\vec{Y}$ auffaßt:

s.nächste Seite

$$(1') \quad \underbrace{\begin{pmatrix} R_\lambda \\ G_\lambda \\ B_\lambda \end{pmatrix}}_{:= \vec{Y}} = \underbrace{\begin{pmatrix} s_r^{vR} & 0 & 0 \\ 0 & s_g^{vG} & 0 \\ 0 & 0 & s_b^{vB} \end{pmatrix}}_{:= \underline{\underline{A}}} \underbrace{\begin{pmatrix} a(\lambda) \\ b(\lambda) \\ c(\lambda) \end{pmatrix}}_{:= \vec{X}}$$

$$\vec{Y} = \underline{\underline{A}} \vec{X}$$

Hierbei ist $\underline{\underline{A}}$ aufgrund der virtuellen Zapfen(einzel)reizung eine Diagonalmatrix mit gleichen Elementen.

Man führt i.a. eine Normierung der Primärvalenzen $a(\lambda)$, $b(\lambda)$, $c(\lambda)$ ein:

$$(2) \quad a_N = \frac{a}{a+b+c}, \quad b_N = \frac{b}{a+b+c}, \quad c_N = \frac{c}{a+b+c}$$

Mit unserer Modell-Normierung, die wir als Weiß-Adaptation interpretieren:

$$\begin{aligned} a(575\text{nm}) &= b(575\text{nm}) \\ \text{und} \quad c(465\text{nm}) &= a(465\text{nm}) \end{aligned}$$

erhalten wir die trichromatischen Koeffizienten des Modells, siehe Abb. III₈.

Um die normierten Farbvalenzen des Modells Abb. III₈ mit den von Wright ermittelten vergleichen zu können, müssen wir die Modellwerte auf die von Wright benutzten realen Eichlichter umrechnen. Abb. III₉ zeigt den Fall der realen Rezeptorreizung mit den Wright'schen Primärlichtern. Die Erregungen $R(\lambda)$, $G(\lambda)$, $B(\lambda)$ werden jetzt von realen Lichtern nachgemischt. Dadurch erzeugt jedes Eichlicht Signale in allen 3 Rezeptoren. Der Mischungsabgleich wird in diesem Fall (Abb. III₉) statt

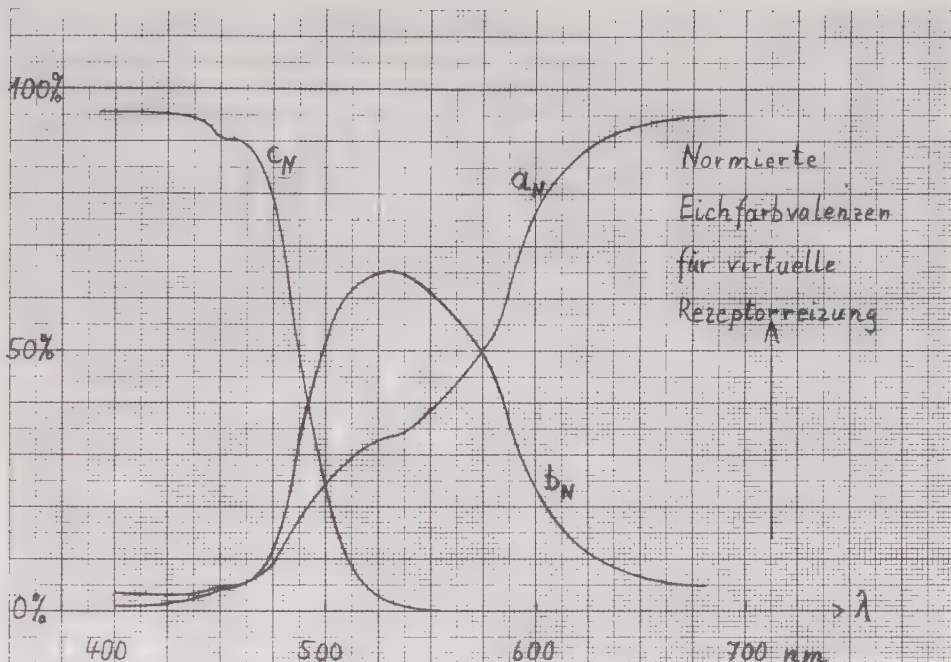


Abb. III₈ Trichromatische Koeffizienten a_n , b_n , c_n für virtuelle Eichlichter (Zapfeneinzelregelung) berechnet aus den FE-Kurven für Weiß-Adaptation (Abb. II_{1b}).

Diese Koeffizienten entsprechen ($\hat{g}$ im Text gleich 1 gesetzt) den tatsächlichen Signalen der linearen Rezeptoreingangsstufen, die so normiert sind, daß

$$a_N + b_N + c_N = 100\% :$$

$$a_N = \frac{a}{a+b+c}$$

$$b_N = \frac{b}{a+b+c}$$

$$c_N = \frac{c}{a+b+c}$$

Da die Rezeptorsignale immer positiv sind, sind es unsere trichromatischen Koeffizienten ebenso.

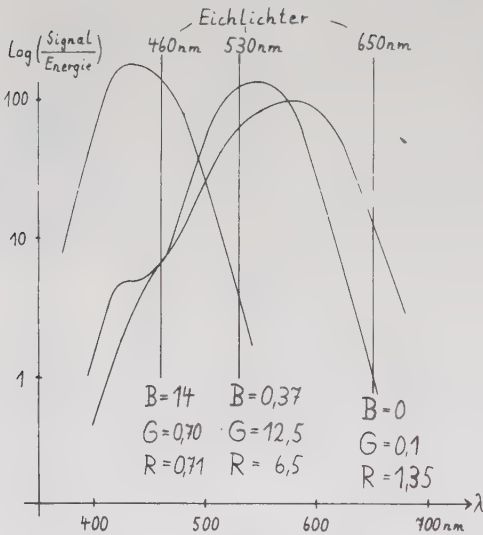


Abb. II₉ Nachmischung monochromatischer Reize durch reelle Eichlichter. Die gezeichneten monochromatischen Eichlichter haben die von Wright gewählten Wellenlängen $\lambda_{\text{blau}} = 460 \text{ nm}$, $\lambda_{\text{grün}} = 530 \text{ nm}$, und $\lambda_{\text{rot}} = 650 \text{ nm}$.

durch (1) durch die folgenden Gleichungen beschrieben:

$$\begin{array}{rcl}
 R(\lambda) & = & a'(\lambda) \cdot R^{650} + b'(\lambda) \cdot R^{530} + c'(\lambda) \cdot R^{450} \\
 G(\lambda) & = & a'(\lambda) \cdot G^{650} + b'(\lambda) \cdot G^{530} + c'(\lambda) \cdot G^{450} \\
 B(\lambda) & = & a'(\lambda) \cdot B^{650} + b'(\lambda) \cdot B^{530} + c'(\lambda) \cdot B^{450}
 \end{array}$$

Erregungen
durch mono-
chrom. Test-
reiz

werden
nachge-
mischt

durch 3 reale, monochromati-
sche Lichter der Wellenlän-
gen 650, 530 und 450 nm.

a' , b' , $c'(\lambda)$ sind die neuen
Primärvalenzen.

Die Koeffizienten ζ in Gleichung (1) sind hier gleich 1 gesetzt, da wir gleiche Einheiten von Testlicht und Eichlicht annehmen, sowie bei unseren Betrachtungen von fester Neutralstimmung (keine FE-Kurven-Verschiebung) ausgehen. Wir können dann die Basiserregungen zu Vektoren zusammenfassen:

$$\hat{e}_{\text{Rot}} = \begin{pmatrix} R^{650} \\ G^{650} \\ B^{650} \end{pmatrix}, \quad \hat{e}_{\text{Grün}} = \begin{pmatrix} R^{530} \\ G^{530} \\ B^{530} \end{pmatrix}, \quad \hat{e}_{\text{Blau}} = \begin{pmatrix} R^{450} \\ G^{450} \\ B^{450} \end{pmatrix}$$

so daß wir (3) in Matrixform schreiben können:

$$(3') \quad \vec{Y} = \begin{pmatrix} R(\lambda) \\ G(\lambda) \\ B(\lambda) \end{pmatrix} = a'(\lambda) \cdot \hat{e}_{\text{Rot}} + b'(\lambda) \cdot \hat{e}_{\text{Grün}} + c'(\lambda) \cdot \hat{e}_{\text{Blau}} = \underbrace{\begin{pmatrix} R^{650} & R^{530} & R^{450} \\ G^{650} & G^{530} & G^{450} \\ B^{650} & B^{530} & B^{450} \end{pmatrix}}_{\hat{A}^0} \underbrace{\begin{pmatrix} a'(\lambda) \\ b'(\lambda) \\ c'(\lambda) \end{pmatrix}}_{\vec{X}'}$$

$\hat{A}$ ist also im Gegensatz zur virtuellen Zapfenreizung eine Nicht-Diagonalmatrix, deren Spaltenvektoren aus den Grund-erregungsvektoren $\hat{e}_{\text{Rot}}$, $\hat{e}_{\text{Grün}}$, $\hat{e}_{\text{Blau}}$ der Eichlichter bestehen. Mit $\zeta = 1$ ergibt sich durch Gleichsetzen mit (1') die Transformationsgleichung (4).

$$(4) \quad \vec{X} = \begin{pmatrix} a(\lambda) \\ b(\lambda) \\ c(\lambda) \end{pmatrix} = \vec{Y} = \hat{A}^0 \cdot \vec{X}'$$

Von den Vektoren $\vec{X}'$, $\vec{X}$, $\hat{e}$ { deren Komponenten den internen Rezeptorsignalen entsprechen }, gehen wir zu den internen Werten über:

$$\vec{X}' \rightarrow \vec{X}'_N, \quad \vec{X} \rightarrow \vec{X}_N, \quad \hat{e} \rightarrow \hat{e}_N$$

Damit geht (4) über in eine Transformationsgleichung (5)

$$(5) \quad \vec{X}_N = \underset{\sim}{A}_N^{\circ} \cdot \vec{X}'_N$$

für die Vektoren der trichromatischen Koeffizienten

$$\vec{X}_N = \begin{pmatrix} a_N \\ b_N \\ c_N \end{pmatrix} \quad \text{mit Normierung (2) und} \quad \vec{X}'_N = \begin{pmatrix} a'_N \\ b'_N \\ c'_N \end{pmatrix}$$

mit derselben Normierung (5) für die gestrichenen Größen

$$(6) \quad a'_N = \frac{a'}{a' + b' + c'} \quad ; \quad b'_N = \frac{b'}{a' + b' + c'} \quad ; \quad c'_N = \frac{c'}{a' + b' + c'}$$

Dabei sind die Spaltenvektoren von $\underset{\sim}{A}_N^{\circ}$ ebenfalls die normierten Basiserregungen:

$$\underset{\sim}{N}\hat{e}_i = \begin{pmatrix} R_N^i \\ G_N^i \\ B_N^i \end{pmatrix} \quad \text{mit} \quad R_N^i = \frac{R^i}{R^i + G^i + B^i}$$

ebenso für G_N^i und B_N^i

Damit geht $\underset{\sim}{A}_N^{\circ}$ über in $\underset{\sim}{A}_N^{\circ}$:

$$\underset{\sim}{A}_N^{\circ} = \begin{pmatrix} 1,35 & 6,5 & 0,71 \\ 0,1 & 12,5 & 0,70 \\ 0 & 0,37 & 14 \end{pmatrix} \rightarrow \underset{\sim}{A}_N^{\circ} = \begin{pmatrix} 0,931 & 0,330 & 0,046 \\ 0,069 & 0,650 & 0,044 \\ 0 & 0,020 & 0,910 \end{pmatrix}$$

Mit diesen Matrixwerten werden die Transformationsgleichungen (5) ausgerechnet. Die Werte von $a'_N(\lambda)$, $b'_N(\lambda)$ und $c'_N(\lambda)$ entsprechen den Wright'schen trichromatischen Koeffizienten bis auf die zusätzliche Wright-Normierung.

$$(7) \quad a'_{N,N_W}(582,5\text{nm}) = b'_{N,N_W}(582,5\text{nm})$$

und

$$c'_{N,N_W}(494\text{nm}) = a'_{N,N_W}(494\text{nm})$$

mit Normierung (s.nächste Seite)

Normierung:

$$a'_{N,\overline{N_W}} = \frac{a'_{N,N_W}}{a'_{N,N_W} + b'_{N,N_W} + c'_{N,N_W}} ; b'_{N,\overline{N_W}} = \frac{b'_{N,N_W}}{a'_{N,N_W} + b'_{N,N_W} + c'_{N,N_W}} ; c'_{N,\overline{N_W}} = \frac{c'_{N,N_W}}{a'_{N,N_W} + b'_{N,N_W} + c'_{N,N_W}}$$

Die so renormierten Werte $a'_{N,\overline{N_W}}$, $b'_{N,\overline{N_W}}$, $c'_{N,\overline{N_W}}$ sind in Abb. III₁₀ zusammen mit den von Wright angegebenen auf experimentellen Daten beruhenden Werten eingetragen. Man erkennt eine Übereinstimmung in den wesentlichen Charakteristika. Jedoch bestehen noch quantitativ nicht zu vernachlässigende Differenzen im violetten Spektralbereich sowie überall dort, wo die Tristimulus-Werte sehr verschieden sind. Die Differenz für $\lambda < 465$ nm verlangt eine Anhebung der Rot-Rezeptor-Empfindlichkeit in diesem Bereich.* Die übrigen Abweichungen zwischen den Modellkurven und den Wright'schen Werten können vermutlich durch Berücksichtigung der Farbadaptation beseitigt werden.* *

* Dieselbe Korrektur würde - wie wir im folgenden Abschnitt sehen - ebenfalls die Übereinstimmung mit den Kompensationsempfindlichkeitskurven von Jameson und Hurvich verbessern. Wir führen diese Korrektur in einer folgenden Arbeit in Verbindung mit einer Analyse der Farbfehlsichtigkeit durch.

* * Da unsere FE-Kurven auf strenger Weiß-Adaptation beruhen, die Wright'schen Werte dagegen auf Experimenten mit monochromatischen Testfeldern, deren Adaptationswirkung sicher nicht vernachlässigt werden kann, ist ein Einfluß von Farbadaptation sehr wahrscheinlich.

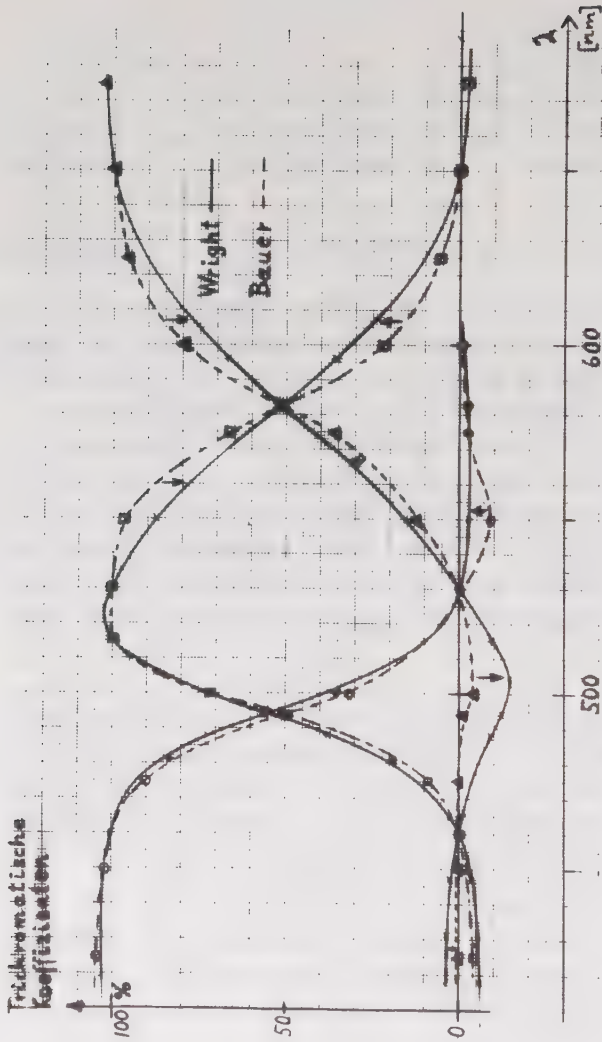


Abb. III₁₀ Vergleich der trichromatischen Koeffizienten (normierte Primärvalenzen) von Wright (1946) mit den Ergebnissen des Modells. Die Pfeile zeigen die qualitative Korrektur an, die die Modellwerte bei Berücksichtigung der Variationsarten erfordern müssen

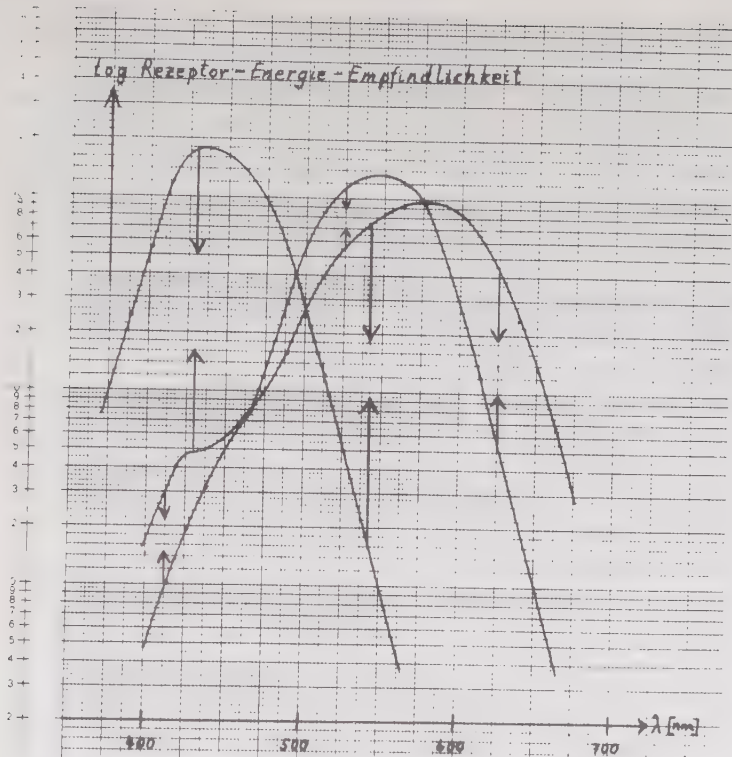


Abb.III₁₁ Chromatische Adaptation ändert die Differenzen der Rezeptorsignale in der durch Pfeile angegebenen Weise. Die Lage der gezeichneten Kurven entspricht der Neutral- bzw. Ruhe-Stellung

Der Einfluß der schnellen Farbadaptation reduziert die Farbsignaldifferenzen um einen konstanten Faktor r , der (s.Kap.II C₄) von den jeweiligen Versuchsbedingungen abhängt. Qualitativ verschieben sich die neutraladaptierten FE-Kurven in der in Abb.III₁₁ durch Pfeile angezeigten Weise. Die entsprechenden Änderungen unserer trichromatischen Modellkoeffizienten sind in Abb.III₁₀ durch Pfeile angedeutet. Man sieht, daß die Unterschiede zwischen unseren und Wrights Kurven verkleinert werden.

Abschnitt 3 : Kompensationsversuche von Hurvich und Jameson (1955) -Vergleich mit den Modellaussagen

Wir betrachten nun einen Fall von Farbmischungen, deren besondere Wichtigkeit darin liegt, daß die in Abschnitt 2 dieses Kapitels beschriebene Störung des Meßfeldes durch Erzeugung einer mit dem Reiz wechselnden Farbadaptation ausgeschaltet wird, da bei den beschriebenen Abgleichen das Adaptationsgleichgewicht* bei jeweils einem Paar von Gegenfarbrezeptoren hergestellt wird.

Unser Modell besitzt 2 unabhängige Kanäle:

1. Der R/G-Kanal (vgl. Abb. III₃) erzeugt je nach Reizwellenlänge die Wahrnehmungen Rot-keine Farbe-Grün-keine Farbe-Rot (vgl. Abb. III₁₂).
2. Der B/Y-Kanal (vgl. Abb. III₃) erzeugt die Wahrnehmungen Blau-keine Farbe-Gelb (vgl. Abb. III₁₃).

Die Gesamtempfindung "keine Farbe" wird erzeugt, wenn beide Kanäle kein Signal liefern (Farbganglienzellsignale $\equiv$ Null). Dieser Reizzustand kann durch monochromatisches Licht nur in jeweils einem Kanal erzeugt werden.

R/G-Kanal: Reize mit der Wellenlänge $\lambda = 575\text{nm}$ und/oder $\lambda = 465\text{nm}$ erzeugen im R/G-Kanal kein Signal. Im B/Y-Kanal wird durch $\lambda = 575\text{nm}$ das "Reine Gelb" (ohne Grün, ohne Rot) erzeugt, durch $\lambda = 465\text{nm}$ das "Reine Blau" (ohne Grün, ohne Rot).

B/Y-Kanal: Reize mit der Wellenlänge $\lambda = 500\text{nm}$ erzeugen im B/Y-Kanal kein Signal ($\hat{=}$ Weiß-Signal). Im R/G-Kanal wird durch Reize mit $\lambda = 500\text{nm}$ das "Reine Grün" (ohne Blau, ohne Gelb) erzeugt.

* Es sei an unsere Unterscheidung von Invarianten (gegen Adaptation) und Reinen Farben erinnert: Farbadaptation ist nur bei Invarianten Farben ausgeschaltet, so daß die obige Aussage nur dann gilt, wenn die Invarianten mit den Reinen Farben identisch sind (vgl. Kap. II C₂).

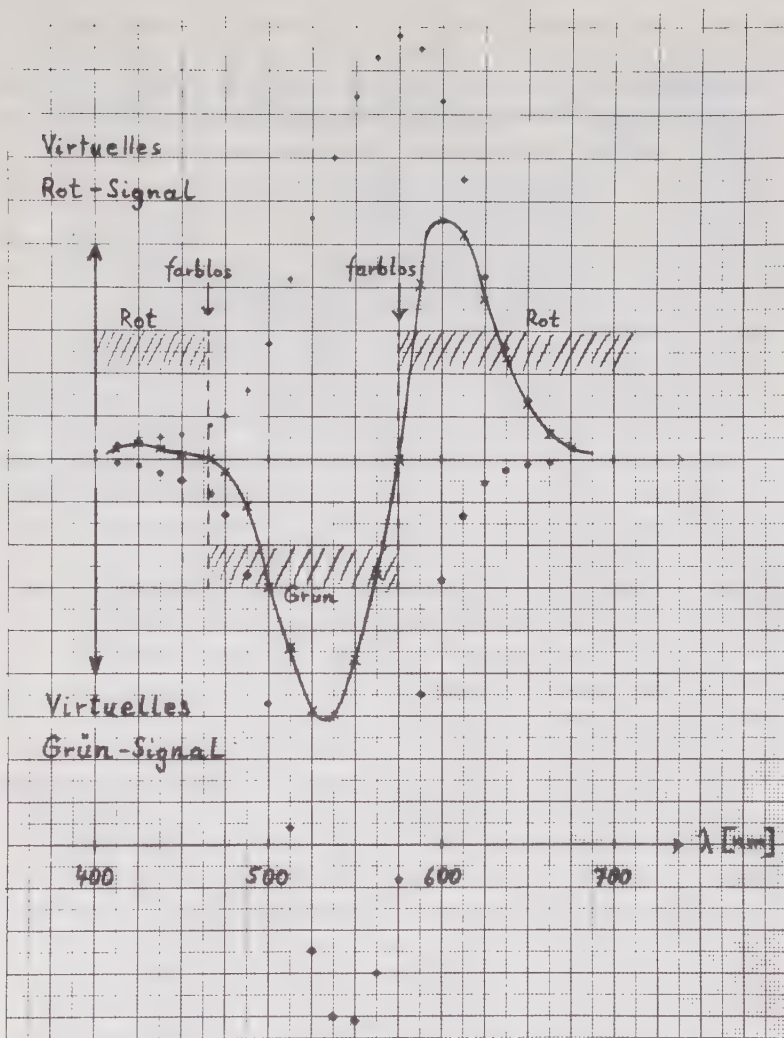


Abb. III₁₂ Differenz der (linearen) Spektralempfindlichkeiten der "roten" und "grünen" Zapfen als Spektraldifferenzempfindlichkeit des Rot-Grün Kanals. Zugeordnete Farbtonwahrnehmungen. Das gezeichnete Differenzsignal ist eine virtuelle Größe, ein entsprechendes Zellsignal existiert nicht.

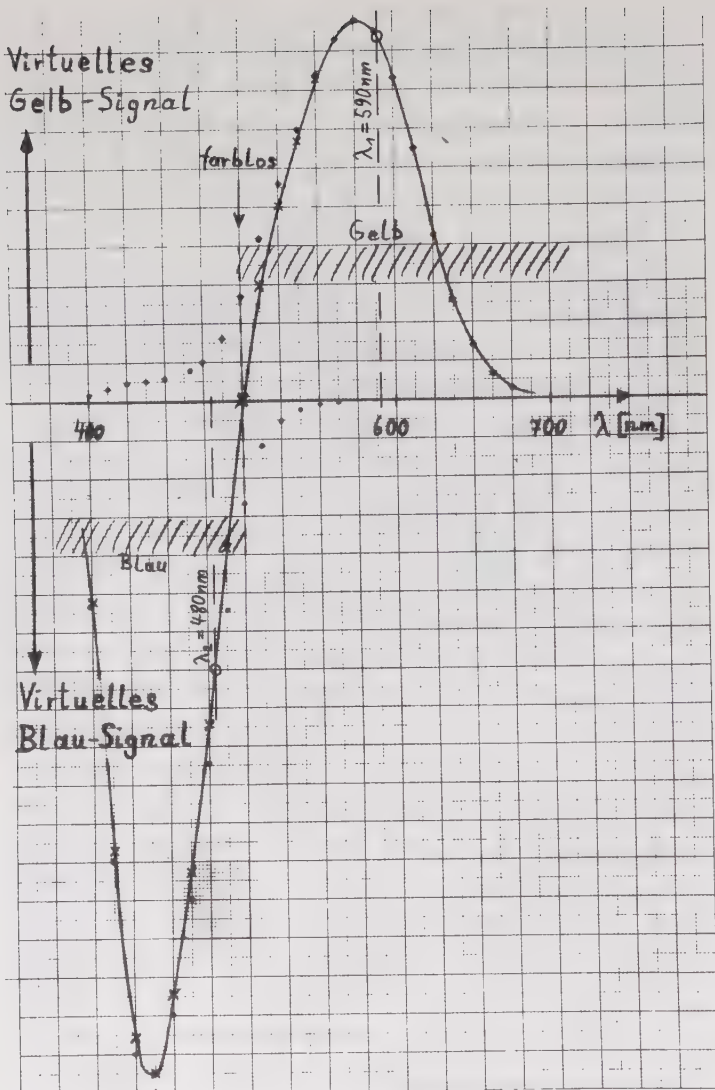


Abb. III₁₃ Differenz der (linearen) Spektralempfindlichkeiten der "roten" und der "blauen" Zapfen als Spektraldifferenzempfindlichkeit des Blau-Gelb Kanals. Zugeordnete Farbtonwahrnehmungen. Das gezeichnete Differenzsignal ist eine virtuelle Größe, ein entsprechendes Zellsignal existiert nicht.

"Reines Rot" kann nach unserem Modell nur erzeugt werden durch Reizung des Rot-Rezeptors und Kompensation des immer gleichzeitig entstehenden Gelb-Signals durch Reizung des Blau-Rezeptors: "Reines Rot" ist daher im Spektrum nicht vorhanden, es liegt im Farbdreieck auf der Purpurgeraden.

Aus diesen Zuordnungen zwischen Wahrnehmungssignalen und Modellsignalen ergibt sich die interessante Möglichkeit, die Differenzspektralempfindlichkeit der beiden Farbkanäle durch eine Kompensationsmessung zu bestimmen.

Beispiel: B/Y-Kanal

Bei einer Reizwellenlänge von 500nm hat dieser Kanal seinen Neutralpunkt. Eine derartige Reizung entspricht der Reizung mit gleichenergetischem Licht; d.h., daß bei Reizen mit $\lambda = 500\text{nm}$ der Adaptationszustand der Eingangskomponenten dieses Kanals derjenigen Adaptation entspricht, die Voraussetzung ist für die Gültigkeit unserer FE-Kurven Blau und Rot.

Versuch: Es wird ein Reiz gegeben, dem in der Wahrnehmungssphäre eine gelbe (gelb-grüne/gelb-rote) Farbe zugeordnet ist, z.B. $\lambda_1 = 590\text{nm}$ (gelb-rot, Abb. III₁₃). Dem wird ein zweiter Reiz überlagert mit einer Wellenlänge $<$ Neutralpunkt = 500nm, z.B. $\lambda_2 = 480\text{nm}$ (blau-grün). Dessen Intensität I_2 kann so eingestellt werden, daß der resultierende Farbton weder Gelb noch Blau enthält: Der B/Y-Kanal liefert kein Signal. Dagegen liefert der andere R/G-Kanal sein Signal: Bei 500nm erzeugt er die Wahrnehmung Grün. Im Fall des Abgleiches liegt also reines Grün vor. Diese Kompensation kann für festes $\lambda_1 = 590\text{nm}$ mit I_1 durch alle $\lambda_2 < 500\text{nm}$ erreicht werden. Sie liefert verschiedene Kompensationsintensitäten $I_2 = I_2(\lambda)$ als Funktion der Wellenlänge.

Umgekehrt kann man einen blauen Reiz (λ_2, I_2) fest wählen und I_1 für $\lambda_1 > 500\text{nm}$ so einstellen, daß Blau durch Gelb kompensiert wird. Man erhält Kompensationsintensitäten $I_1 = I_1(\lambda)$ als Funktion der Wellenlänge.

Nach den Modellvorstellungen sind die Kompensationsfunktionen direkt als reziproke Differenz der entsprechenden FE-Kurven zu betrachten. Die beschriebenen Messungen wurden 1955 von Jameson und Hurvich durchgeführt.

In Abb. III₁₄ und III₁₅ sind unsere theoretischen Differenzfunktionen und die sich aus den Messungen von Hurvich und Jameson ergebenden Funktionen dargestellt. Die Übereinstimmung ist ebenso gut wie die interindividuelle Übereinstimmung; lediglich das Violett-Rot zeigt eine größere Abweichung.*

Wir hatten in Kap. II, Abschnitt C₃ eine spezielle Verschnalung eingeführt, um den Einfluß von Intensitätsdifferenzen auf Farbsignale zu eliminieren.

Die oben beschriebene Kompensationsmethode erzeugt das Farbsignal Null in beiden Farbzellen. Nur gleichgroße Intensitätssignale können entstehen, die sich dann in der kortikalen Verarbeitungsstruktur gegenseitig aufheben (Kapitel II, Abschnitt C₃).

Da die Messung auf Herstellung gleicher Signale beruht, ist jeglicher Einfluß der logarithmischen Rezeptor-Transformation sowie späterer Nichtlinearitäten ausgeschlossen. Wegen der funktionellen 1:1-Abbildung der Rezeptoreigenschaften auf die Bipolarzellen (Kapitel II, Abschnitt C₂) müssen die sich kompensierenden Signale schon in den Rezeptoren vor der logarithmischen Transformation gleich groß sein. Das heißt aber, daß die Kompensationsintensitäten tatsächlich nur von den spektralen Empfindlichkeitskurven der Sehstoffe und den vorgeschalteten "Filtern" der Augenmedien abhängen.

* Eine entsprechende Korrektur der Rot-FE-Kurve wird erst nach eingehender Analyse von Farbfehlsichtigkeiten erfolgen.

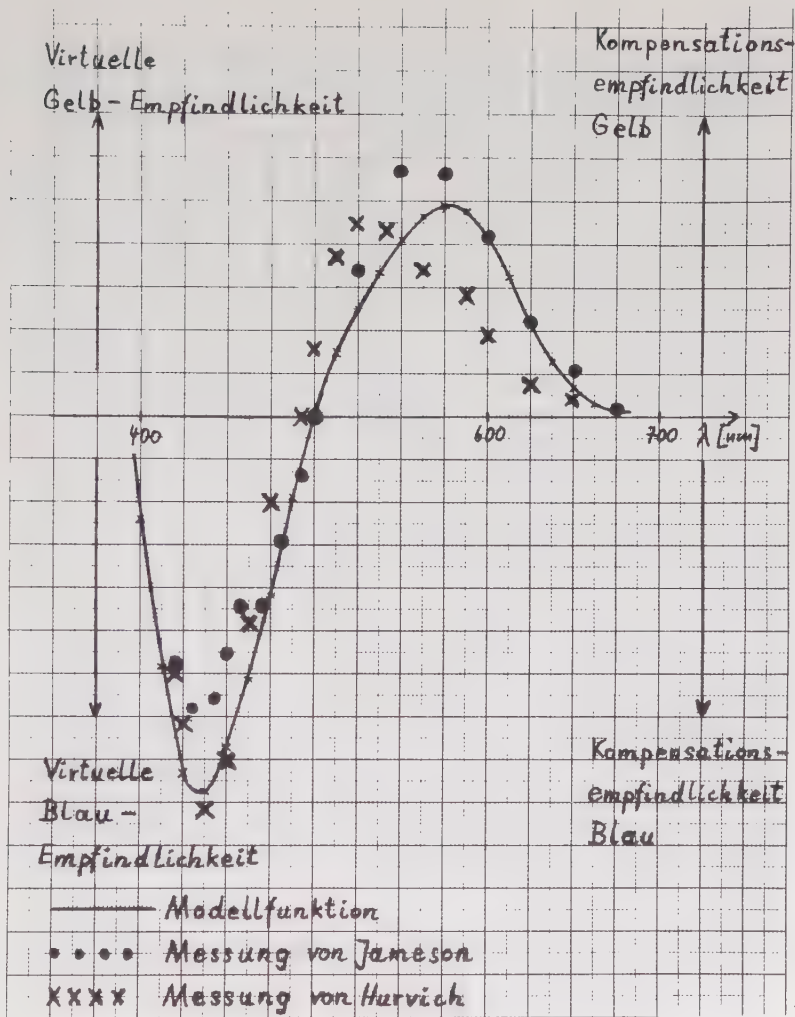


Abb. III₁₄ Vergleich der Kompensationsempfindlichkeit des B-Y Kanals
 - nach Jameson und Hurvich - mit den virtuellen B-Y Empfindlichkeiten unseres Modells.

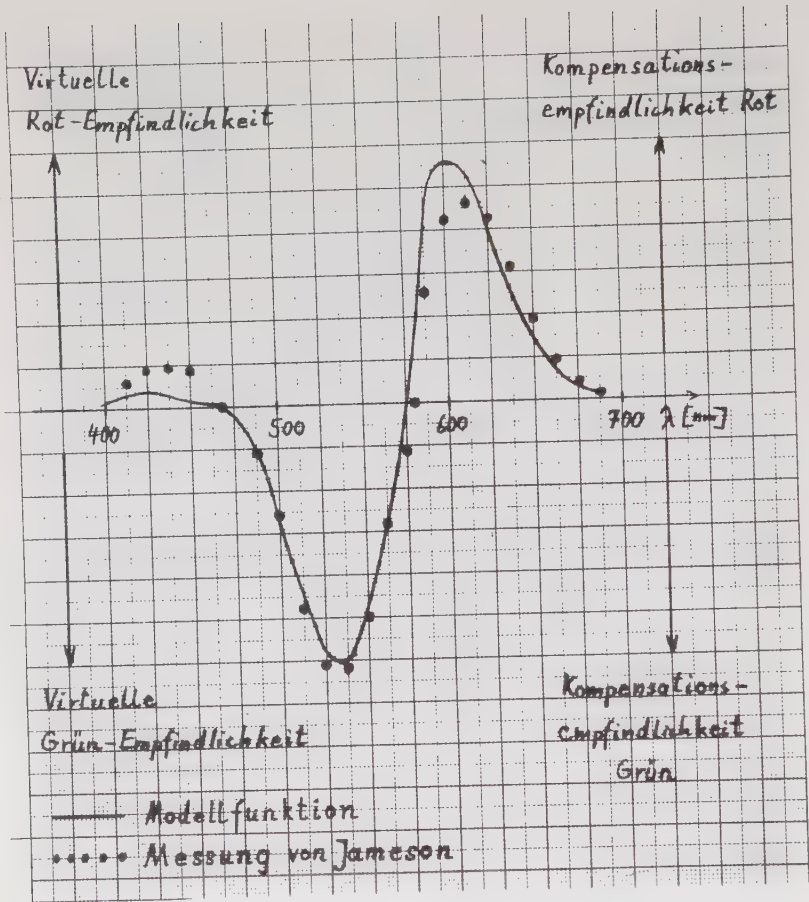


Abb. III₁₅ Vergleich der Kompensationsempfindlichkeit des R-G Kanals - nach Jameson und Hurvich - mit den virtuellen R-G Empfindlichkeiten unseres Modells.

Somit müssen sich die nach der beschriebenen Methode gemessenen Differenz-Spektralempfindlichkeiten für Weiß-Adaptation durch einfache lineare Differenzbildung unserer Modell-FE-kurven darstellen lassen.

In Abb. III₁₄ und III₁₅ sind unsere theoretischen Funktionen denen der genannten Autoren gegenübergestellt. Es ist zu bemerken, daß derartige Messungen schon von mehreren Experimentatoren durchgeführt worden sind- allerdings ohne den hier angegebenen theoretischen Hintergrund - meist zur Demonstration der Heringschen Assimilations- und Dissimilationsvorstellung (Brückner, 1927).

Abschnitt 4: Bezold-Brücke-Effekt durch Übertragungs-nicht-linearität paralleler Farbton-Übertragungs-kanäle

Durch die im letzten Abschnitt beschriebenen Versuche wurde eine Ausschaltung der Wirkung von Nichtlinearitäten bei der Informationsübertragung durch Kompensation erreicht. Das war nur möglich durch Ausnutzung der Wahrnehmung der Reinen Farben. Im allgemeinen, d.h., bei der Wahrnehmung von Farbtönen, die nicht rein sind, sind Einflüsse von Nichtlinearitäten zu erwarten. Um ihre Modellwirkung festzustellen, betrachten wir die in Kapitel I entwickelte Verschaltung, die zu einem Reinen Farbsignal und zur Wahrnehmungsgrundgröße Farbton führt (Abb. III₁₆).

Wenn wir uns zunächst auf den eingerahmten Modellteil beschränken, ist folgendes festzustellen:

Eine exakte Eliminierung des Intensitätseinflusses auf das Farbsignal setzt voraus, daß die Wirkung der Übertragungsnichtlinearitäten auf den Helligkeitsanteil der Antwort der r_{on} -Zelle exakt gleich ist der Wirkung auf den Helligkeitsanteil der Antwort g_{on} -Zelle (Kapitel II, Abschnitt C₃).

Dasselbe gilt für die OFF-Anteile und für den B/Y-Kanal.

Diese Voraussetzung ist nur erfüllt, wenn die r_{on} - und g_{on} -Zellen keinen Farbanteil in ihrer Antwort haben, der unterschiedliche Signalamplituden erzeugt. Für die Abgleichversuche des letzten Abschnitts war diese Voraussetzung erfüllt, weil bei vollendetem Abgleich der Beobachter den Eindruck eines "Reinen Farbtons" hatte, der einer vollständigen Kompensation von Gegenfarben entspricht.

Wir wenden uns jetzt den Fällen zu, in denen diese Bedingung nicht erfüllt ist: Das trifft für alle Wellenlängen zu, denen keine "Reine Farben" entsprechen. Hier müssen sich bei großer Zellaussteuerung die Antworten der Reinen Farbzellen mit der Intensität ändern. Daraus resultiert wiederum i.a. eine Verschiebung des Farbtons. Diese modellmäßige Voraussage kann bestätigt werden. Schon lange (von Bezold 1873, Brücke 1878: Zitiert in Walraven 1962) ist der

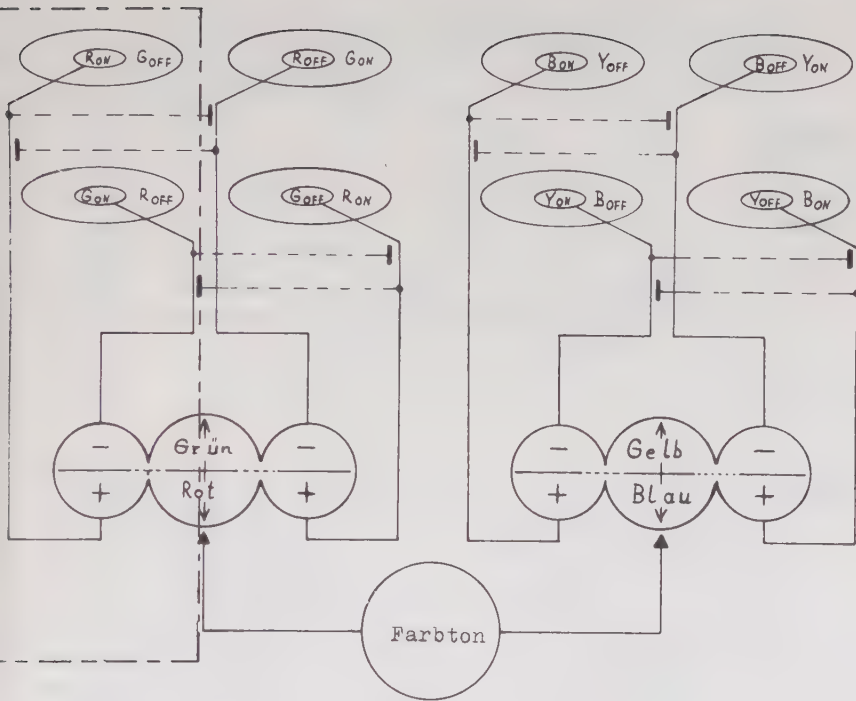


Abb. III₁₆ Verschaltung der Farbzellen, die Intensitätsantworten eliminiert und durch Vergleich der R/G- mit den B/Y-Farbsignalen die Wahrnehmungsgrundlage Farbton erzeugt. (Wiederholung von Abb. III₃)

Bezold-Brücke-Effekt bekannt, der eine Änderung des subjektiven Farbtons eines monochromatischen Lichtes mit der Intensität beschreibt (Abb. III₁₇).

qualitative Beschreibung des Modell-Bezold-Brücke-Effektes: Um ein cortikales Rot-Grün-Signal zu erzeugen, arbeitet bei Inkrementen die Rot-ON- mit der Grün-ON-Zelle zusammen (Abb. III₁₆, eingerahmter Teil).

Fall 1: (Abb. III_{18, 19a}) Intensitätssprung einer Reinen Farbe z.B. Gelb. Dieser erzeugt in beiden Zellen dasselbe Signal. Die nichtlineare Dämpfung ist für beide Signale gleich. Daher kann die Wirkung des Intensitätssprunges cortical eliminiert werden.

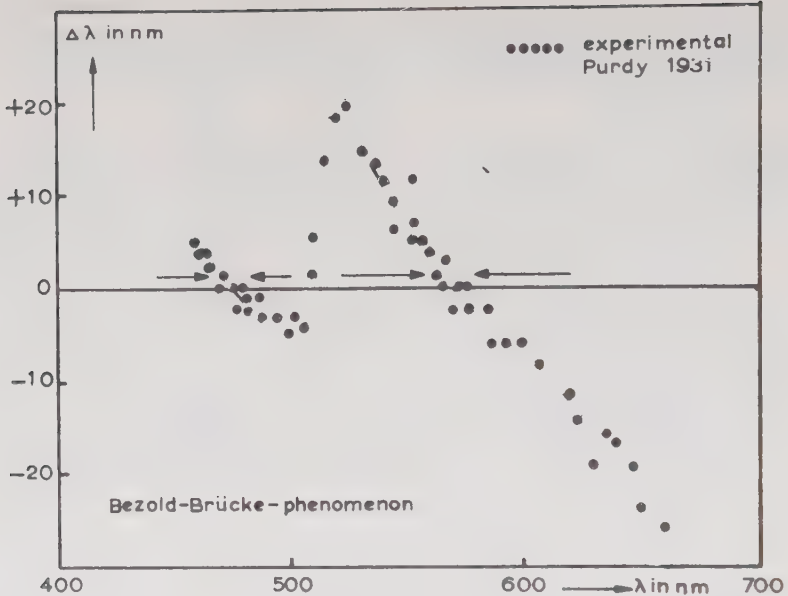
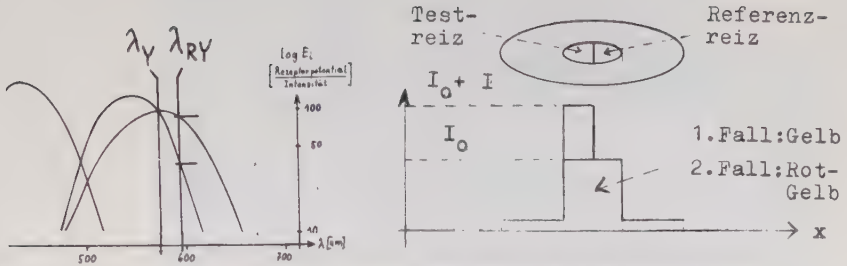


Abb. III₁₇ Bezold-Brücke-Effekt nach Purdy(1931). Aufgetragen ist die Wellenlängenänderung, die der Farbtonverschiebung entspricht, welche der Testreiz bei einer 10-fachen Erhöhung der Leuchtdichte erfährt.

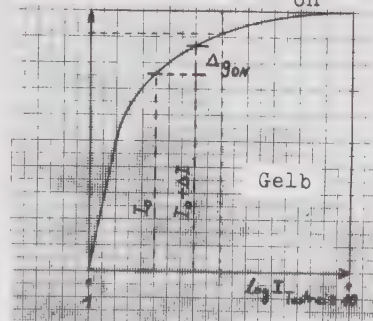
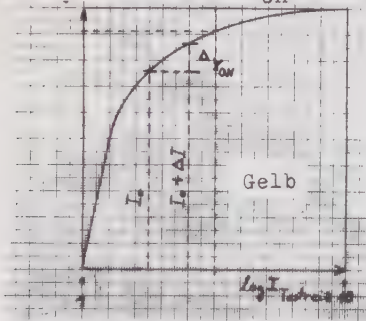
Fall 2: (Abb. III_{18,19b}) Intensitätssprung einer Farbe, die nicht "rein" ist (z.B. Rotgelb). Dieser erzeugt nun in beiden Zellen ein unterschiedliches Signal. Die schon weit ausgesteuerte r_{on} -Ganglienzelle zeigt eine geringe Antworterhöhung, da sie bereits im flachen Teil der Kennlinie (Sättigung) arbeitet. Die sehr wenig ausgesteuerte g_{on} -Ganglienzelle zeigt eine relativ stärkere Antworterhöhung. Somit wird das Rot-Signal der corticalen Farbverrechnungszelle durch das zunehmende afferente Grün-Intensitätssignal verringert. Bei konstantem corticalen Gelb-Signal wird daher der wahrgenommene Farbton in Richtung auf Reines Gelb verschoben. Das ist der grundlegende Modellmechanismus für den Bezold-Brücke-Effekt.

Abb. III₁₈

Zur Modellklärung des Bezold-Brücke-Effekts.

1. Fall (λ_Y): Reizung mit einer Wellenlänge, die dem Reinen Gelb entspricht (575nm).
2. Fall (λ_{RY}): Reizung mit einer Wellenlänge, die einem gemischten Farbton (Rot-Gelb) entspricht.

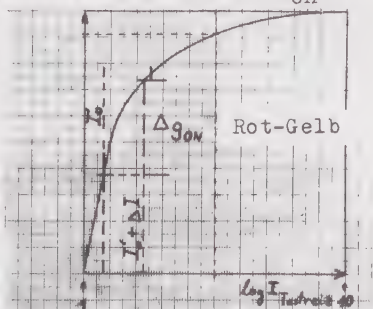
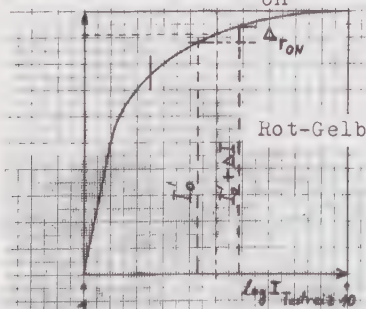
Ganglienzellantwort, R_{on} -Zelle Ganglienzellantwort, G_{on} -Zelle

Abb. III_{19a}

Reizung nach Fall 1. Ganglienzellaussteuerung.

Die Signalzunahme bei einer Intensitätszunahme $+\Delta I$ ist in beiden Zellen gleich: $\Delta r_{ON} = \Delta g_{ON}$

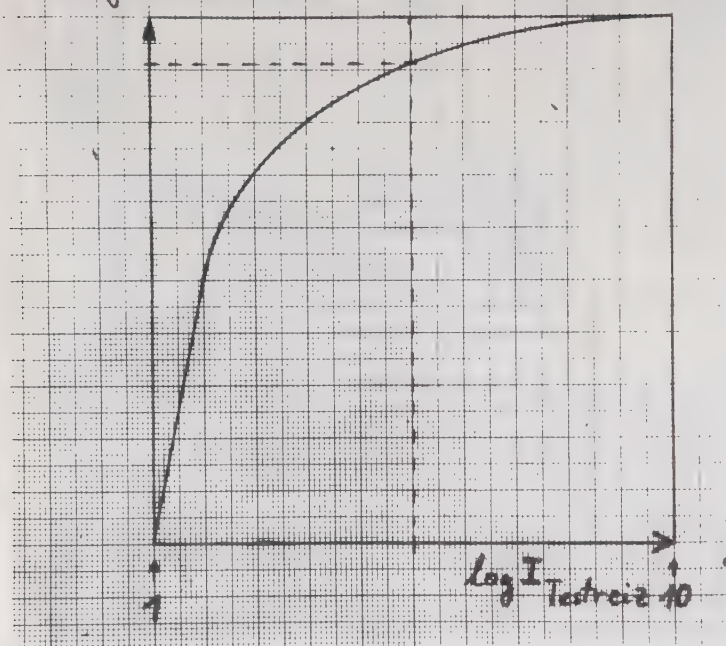
Ganglienzellantwort, R_{on} -Zelle Ganglienzellantwort, G_{on} -Zelle

Abb. III_{19b}

Reizung nach Fall 2. Ganglienzellaussteuerung.

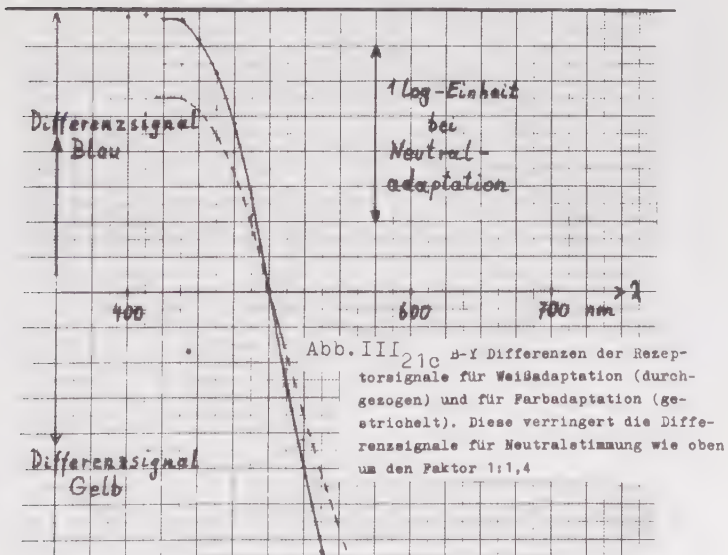
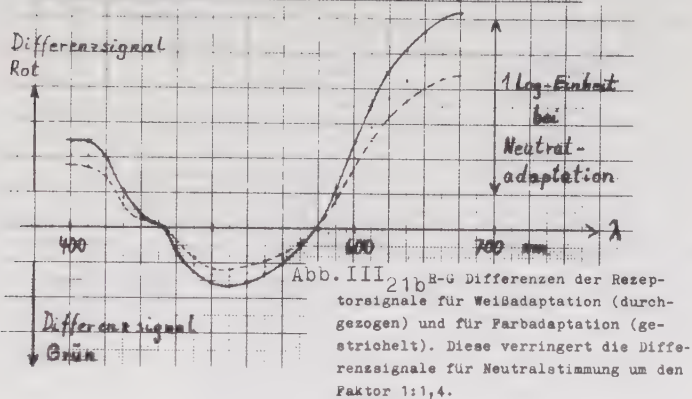
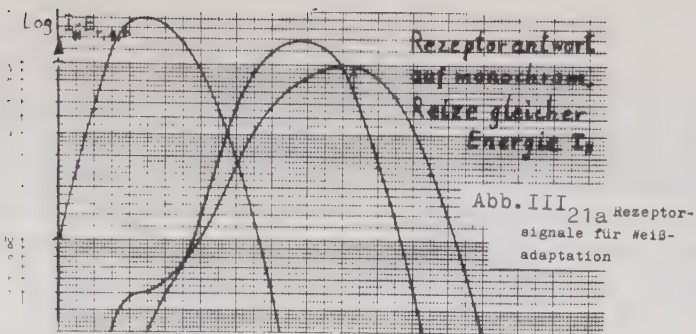
Die Signalzunahmen beider Zellen sind nun bei einer Intensitätszunahme $+\Delta I$ verschieden: $\Delta g_{ON} > \Delta r_{ON}$

Ganglienzellantwort

Abb. III₂₀ Ganglienzellkennlinie (vgl. dazu Abb. II₁₂)

Um den Effekt quantitativ aus unseren FE-Kurven ableiten zu können, müssen wir noch folgende Festlegungen treffen:

1. Es wird eine Modellkennlinie für die Ganglienzellen angenommen, die häufig bei elektrophysiologischen Untersuchungen (vgl. Kap. II, Abschnitt B₂) an Ganglienzellen gefunden wird (Abb. II₁₂).
2. Weiterhin wird eine Farbadaptation (s. Kap. II C₄) durch den Reiz angenommen, die die Differenz zwischen den logarithmischen Rezeptorsignalen (Abb. III_{21b,c}) proportional zu der Ruhelagendifferenz (Weiß-Adaptation, Abb. III_{21a}) vermindert um den Faktor 1,4. Es wird angenommen, daß eine vergleichbare Adaptation bei den Versuchsergebnissen der zitierten Autoren zugrunde gelegt werden muß.
3. Der Leuchtdichteübertragungsfaktor ist nicht so groß wie



der Farbübertragungsfaktor: Für gegebene Nichtlinearität und Ruhelage des Arbeitspunktes ist die Größe der Leuchtdichtesprungantwort aus der Farbverschiebung des Experimentes zu ermitteln. Sie wird so gewählt, daß für 600nm die experimentelle Verschiebung erreicht wird.

4. Eine Annahme über die Bildung der Wahrnehmungsgröße Farbtone ist zu machen: Der Rot/Grün-Kanal erzeugt entweder ein cortikales Rot- oder Grün-Signal. Dieser Inhalt muß relativ gegen ein anderes Farbtone-signal gewertet werden, damit das Grün (bzw. Rot) eine Dimension bekommt (der Farbtone-wahrnehmungsraum ist zweidimensional); daß also quantitativ die Farbtöne blaues Grün, reines Grün, gelbes Grün möglich sind. Dieses zweite Bezugssignal wird von der cortikalen Blau/Gelb-Verrechnungseinheit geliefert. Wir wählen als Maß für einen Farbtone die prozentualen Anteile der unabhängigen cortikalen Farbsignale Rot/Grün und Blau/Gelb bezogen auf die Summe Rot/Grün + Blau/Gelb. Damit sind die Cortikalen Farbanteilsfunktionen definiert:

$$R_c := \frac{R'}{R'+G'} \quad G_c := \frac{G'}{R'+G'}$$

$$B_c := \frac{B'}{B'+Y'} \quad Y_c := \frac{Y'}{Y'+B'}$$

wobei R_c, B_c, G_c, Y_c die cortikalen Rot-, Blau-, Grün- und Gelb-Anteile sind, wenn

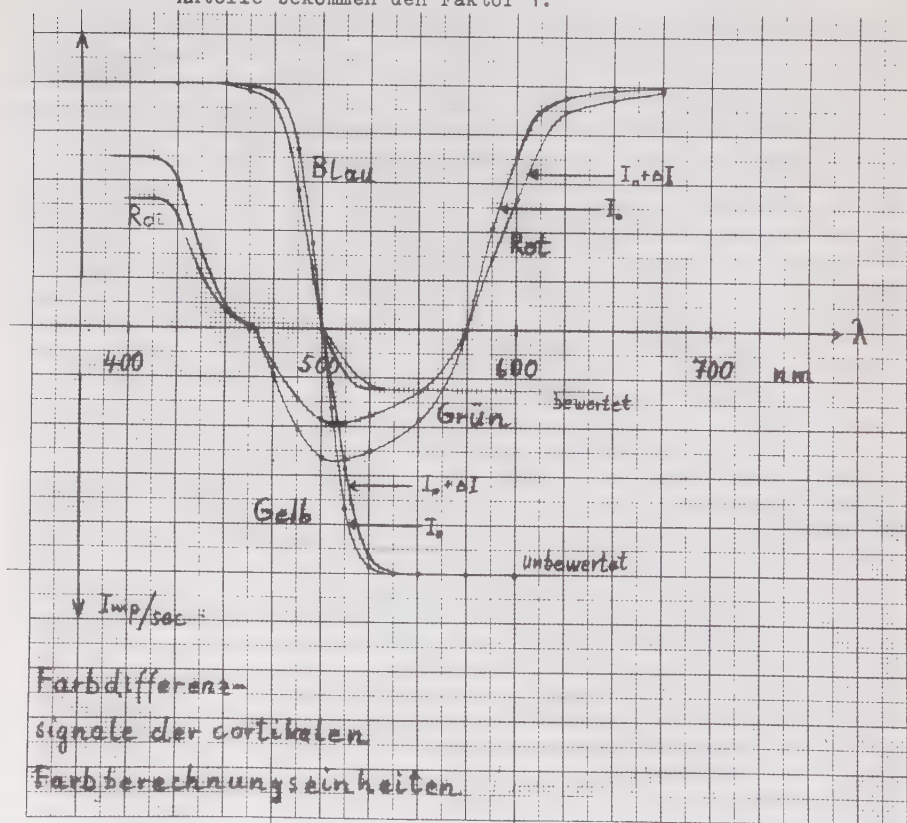
R', B', G', Y' die beschränkten und bewerteten effektiven afferenten Signale sind (s. Abb. III₂₃).

5. Hier stellt sich die Frage der relativen Wertung der Blau/Gelb- und Rot/Grün-Signale, die als nichtlinear übertragene Differenz der summierten Rezeptorausgänge vorliegen. Der Faktor 1/4 für das Gelb-Signal und 1 für das Rot-, Grün- und Blau-Signal ergibt eine gute Übereinstimmung des theoretischen Bezold-Brücke-Effektes mit dem gemessenen und ist außerdem kompatibel mit der Hellübertragung und der Erzeugung der Wellenlängenunterscheidungsfunktion.

Mit den Annahmen 1. - 5. konstruieren wir den theoretischen Bezold-Brücke-Effekt folgendermaßen:

- a) Auf der Übertragungskennlinie wählen wir (Abb.III₂₂) für die Ausgangsintensität I_0 die Grundausslenkung A_0 . Der Gesamtaussteuerbereich umfaßt $0,4 \rightarrow 0,5$ logarithmische Einheiten am Lichteingang (s. Kap. II, Abschnitt B₂).

Abb.III₂₃ Im Cortex wirksame Farbdifferenzsignale, berechnet aus den Ganglienzellsignalen der Farbzellen. Der Gelb-Anteil wird mit dem Faktor $\frac{1}{4}$ bewertet, die Rot-, Grün- und Blau-Anteile bekommen den Faktor 1.



- b) Für eine bestimmte Wellenlänge, z.B. 600nm, ermitteln wir die Differenz der Rezeptorausgänge aus der Abb.III_{21a} und vermindern diese wegen Farbadaptation um den Faktor 1,4. Das Ergebnis sind die Funktionen der Abb.III_{21b,c}. Für die Grün- und die Rot-Übertragung stellen wir das cortikale Signal (Differenz) durch Aussteuerung der Kennlinie (Abb.III₂₂) fest.
- c) Ebenso wie für 600nm werden für andere Wellenlängen die Signale der cortikalen Rot/Grün-Verrechnungseinheit festgestellt. Auf dieselbe Art werden die Signale der cortikalen Blau/Gelb-Einheit berechnet. Das Ergebnis ist in Abb.III₂₃ dargestellt (Kurve I_0).
- d) Eine Intensitätserhöhung um den Faktor 10^* hat eine in Abb.III₂₂ dargestellte Signalzunahme Δ zur Folge. Durch die wachsende Nichtlinearität ändert sich das cortikale Rot/Grün-Signal. Das Gesamtergebnis ist für den Blau/Gelb- und den Rot/Grün-Kanal in Abb.III₂₃ dargestellt (Kurve $I_0 + \Delta I$).
- e) Die cortikalen Farbanteilsfunktionen (Abb.III₂₄) werden aus den cortikalen Afferenzen (Abb.III₂₃) berechnet, wobei Gelb-Signale mit dem Faktor 1/4 gewichtet werden, Rot-, Grün- und Blau-Signale mit dem Faktor 1.
- f) Aus einem Vergleich der cortikalen Farbanteilsfunktionen (Abb.III₂₄) für I_0 und $I_0 + \Delta I$ erhält man direkt die subjektiven Farbverschiebungen. Dieses theoretische Modellresultat ist in Abb.III₂₅ zusammen mit den experimentellen Werten von Purdy (1931) und Boumann (1968) aufgetragen. Die Übereinstimmungen sind gut. Abweichungen haben ihren Grund hauptsächlich in der unterschiedlichen Lage der invarianten Punkte der Reinen Farben der "Modellversuchsperson" und der Versuchsperson der Experimente.

* Dieser Leuchtdichtesprung liegt den vorhandenen experimentellen Daten von Purdy und Walraven und Boumann zugrunde.

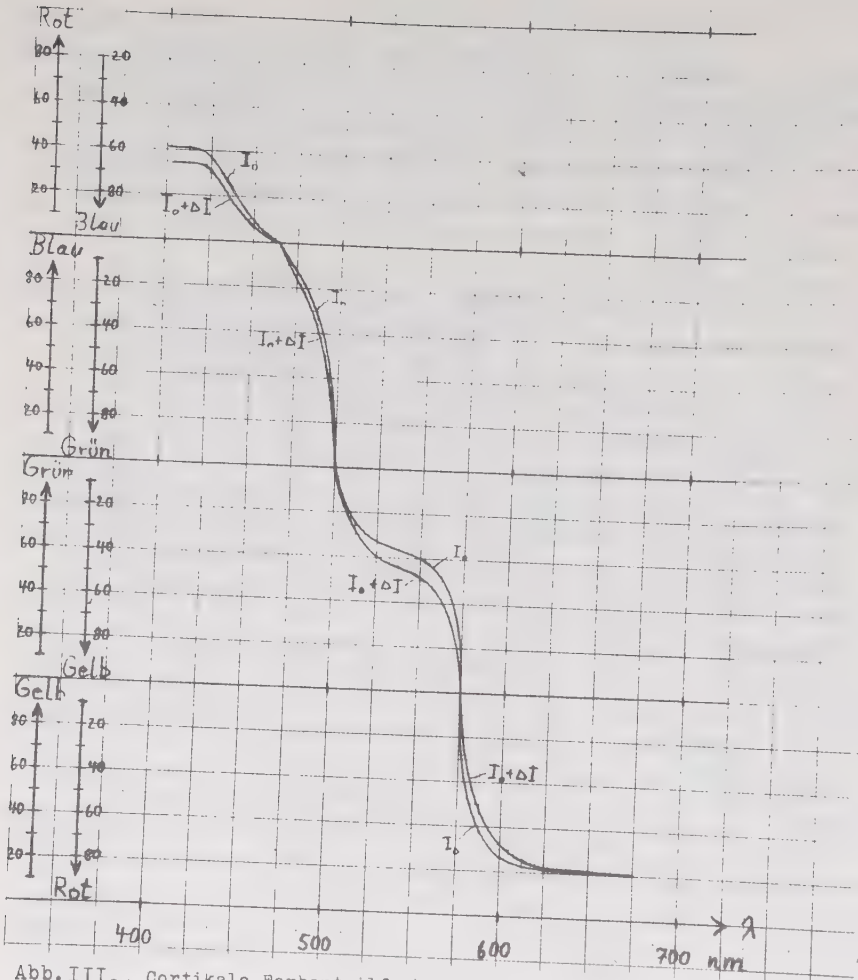


Abb. III 24 Cortikale Farbanteulfunktionen

Sie sind ein Maß für die Grundgröße Farbton, die aus simultaner Wahrnehmung folgender Farbsignale besteht : Rot und Blau , blau und Grün , Grün und Gelb , Gelb und Rot .

Sie werden berechnet aus den tatsächlichen corticalen Signalen (vgl. Abb. III 23) gemäß

$$F_c = \frac{F}{F+G} \quad , \quad G_c = \frac{G}{F+G}$$

wobei F und G jeweils ein obiges Farbsignalpaar bedeutet.

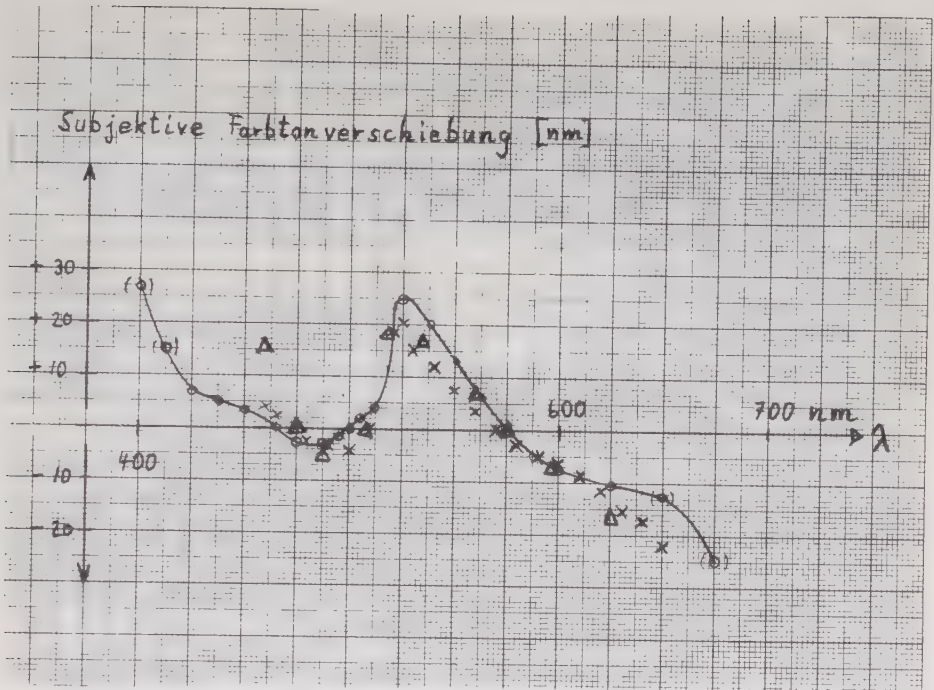


Abb.III₂₅ Änderung des Modellfarbtons bei Erhöhung der Intensität des Testreizes um den Faktor 10 (Bezold-Brücke-Effekt). Die eingezeichneten Kreuze sind Meßwerte von Purdy(1931), die Dreiecke sind Meßwerte von Wild und Bouman(1968).

Eine optimale Anpassung der theoretischen Beschreibung an das Experiment kann durch Variation der Nichtlinearität und der Ruhearbeitspunkte erfolgen. Das wurde nicht versucht, da es uns hier nur auf grundsätzliche Klärungen des Mechanismus ankam.

Die hier abgeleiteten kortikalen Farbanteilsfunktionen werden im folgenden Abschnitt dazu benutzt, die Wellenlängenunterscheidungsschwellen als Funktion der Wellenlänge abzuleiten.

Abschnitt 5: Farbtenschwellen

In Abschnitt 1 (Abb. III₃) ist das Schema angegeben, welches die Wahrnehmungsgrundgröße Farbton erzeugt. Das Schema enthält impliziert ebenfalls zu einem wesentlichen Teil das Schwellenverhalten.

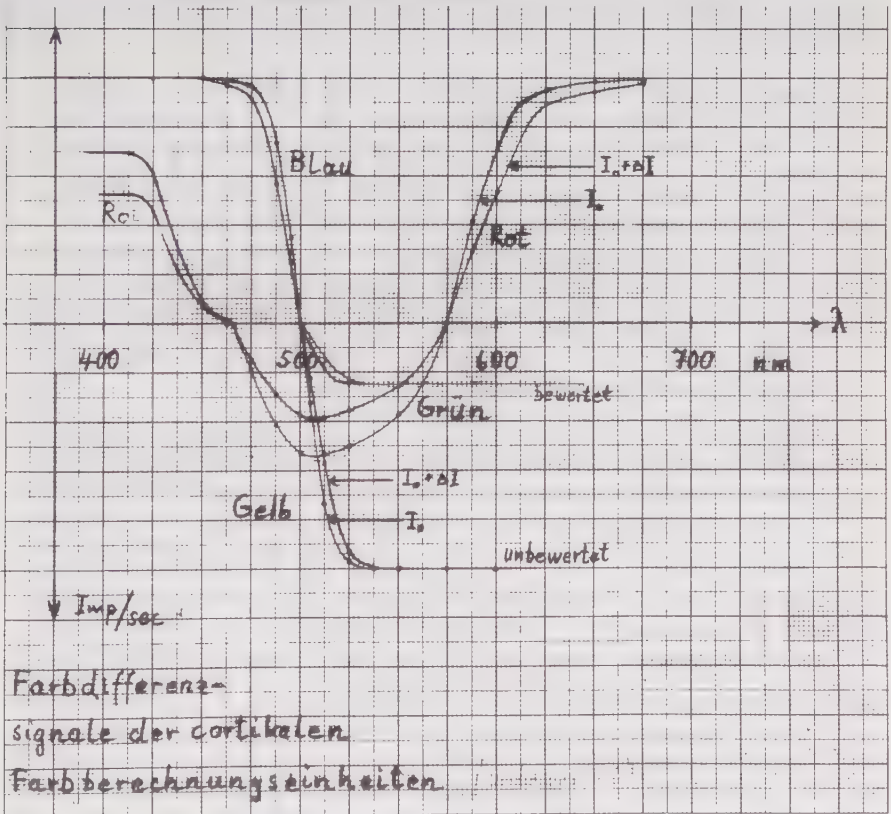
Der Farbton wird - nach Abb. III₃ - festgelegt durch die Signale in den kortikalen Rot/Grün- und Blau/Gelb-Verrechnungseinheiten. Bei der Ableitung des Bezold-Brücke-Effektes wurden diese Signale* abgeleitet. Abb. III₂₆ wiederholt das Ergebnis. Wenn wir daraus die $\Delta\lambda$ -Schwelle ableiten wollen, besteht grundsätzlich die Schwierigkeit, daß wir nicht wissen, nach welcher algebraischen Funktion die Blau/Gelb - mit den Rot/Grün-Signalen verrechnet werden. Die beim Bezold-Brücke-Effekt definierten kortikalen Farbanteilsfunktionen sind keine realen Signalgrößen; sie sind daher zur Schwellenbestimmung ungeeignet. Beim Betrachten der Abb. III₂₆ fällt auf, daß die Änderung einer Gegenfarbenfunktion immer mit angenäherter Konstanz der anderen Gegenfarbenfunktion zusammenfallen. Dadurch wird folgende Näherung möglich:

Wir nehmen an, daß die Änderung eines Farbtons dadurch erkannt wird, daß sich jeweils das Signal einer kortikalen Verrechnungseinheit um einen Schwellenwert ändert. Damit verlegen wir die Grundschwelle in die kortikalen Rot/Grün - bzw. Blau/Gelb-Einheiten.

* Die dort angenommene leichte Farbadaptation ist bei den Farbtenschwellenmessungen ebenfalls wirksam, vermutlich sogar in stärkerem Maße. Diese Unsicherheit bzgl. der tatsächlichen Größe der Farbdifferenzsignale ist für die Schwellen nicht sehr wesentlich, da nur die Ableitung entscheidend ist.

Diese Lokalisierung wird dadurch gerechtfertigt, daß hier die Wahrnehmungsebene beginnt: Wir sehen z.B. das 'Rot' im 'Gelb' und sehen auch, wie das 'Rot' stärker wird bei konstantem 'Gelb' - bei Erhöhung der Reizwellenlänge.

Abb.III₂₆ Im Cortex wirksame Farbdifferenzsignale, berechnet aus den Ganglienzellsignalen der Farbzellen. Der Gelb-Anteil wird mit dem Faktor $\frac{1}{4}$ bewertet, die Rot-, Grün- und Gelb-Anteile bekommen den Faktor 1.



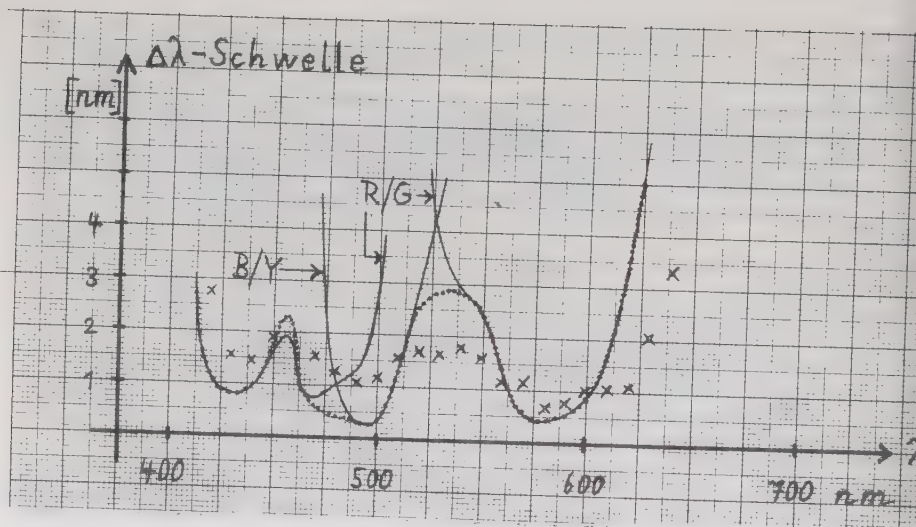


Abb. III₂₇ Wellenlängenunterscheidungsfunktion des Modells
 Unter der Voraussetzung der Unabhängigkeit des R/G- und des B/Y-Schwellenmechanismus ergeben sich jeweils die mit den entsprechenden Buchstaben gekennzeichneten Schwellenfunktionen. Die Gesamtschwellenfunktion wird dann näherungsweise durch die punktierte Kurve beschrieben. (Kreuze sind Meßdaten von Laurens und Hamilton, 1923)

Durch Bildung der Differenzquotienten der effektiven kortikalen Farbdifferenzsignale erhalten wir dann 2 Schwellenfunktionen - in Abb. III₂₇ mit B/Y und R/G bezeichnet. Erst bei ihrer Überlagerung müssen wir den Vorgang der simultanen Wahrnehmung in Betracht ziehen. Aus Abb. III₂₆ ist abzuschätzen, was in den Gebieten passiert, in denen die Unabhängigkeit beider Schwellen bei der Bildung der Gesamtschwelle nicht gilt: Bei 510 nm → 550 nm nimmt Grün ab und Gelb zu: Beide Signaländerungen unterstützen sich bei der Bildung der Gesamtschwelle. Dasselbe gilt im Bereich 500 nm → 465 nm: Hier nimmt Grün ab und Blau zu.

Umgekehrt wird im Bereich 465 → 450 nm die Gesamtschwelle gegen die B/Y-Schwelle erhöht, da eine Rot-Zunahme gleichsinnig mit der Blau-Zunahme erfolgt.

Die Näherungskurve für die Gesamtschwelle, die sich nach diesen Überlegungen ergibt, ist in Abb.III₂₇ punktiert gezeichnet.

Ein Vergleich mit experimentellen Daten ist nicht leicht zu machen, da sehr viel experimentelles Material existiert, das jedoch sehr unterschiedlich ist. Diese Unterschiede sind vermutlich auf nicht kontrollierte Farbadaptation und Feldgrößenunterschiede zurückzuführen. Stellvertretend für die Vielzahl werden in Abb.II₂₈ die Daten von Laurens und Hamilton eingetragen. Man sieht, daß die charakteristischen Maxima und Minima an den richtigen Stellen liegen.

Kapitel IV : Quantitative Ausweitung des Strukturmodells von Kapitel II für die Wahrnehmungsgrundgröße 'Helligkeit'

Einleitung

Das Strukturmodell von Kapitel II bildet die qualitative Grundlage für die folgenden Betrachtungen. Wir sahen (vgl. auch Einleitung in Kapitel I), daß die Wahrnehmungsgrundgröße Helligkeit sich aus 2 Komponenten zusammensetzt: Zu einem achromatischen Signal wird ein chromatisches Signal addiert. Für definierte Adaptationszustände der Rezeptoren wurde der chromatische Anteil - die Farbhelligkeit - in Kapitel I experimentell bestimmt.

Durch die Kapitel I, III sind die Voraussetzungen für die quantitative Behandlung der Helligkeitsübertragung geschaffen.

Nach diesen Vorbereitungen bleibt lediglich zu zeigen, daß die experimentellen Daten von Kapitel I sich durch die Modellableitungen beschreiben lassen. In Teil A werden gemäß der Modellstruktur mit der Eingangs-log-Transformation die kortikalen chromatischen Signale ausgerechnet. Chromatische Adaptation durch das Umfeld spielt eine wesentliche Rolle: Die Verschiebung der Wellenlängen der Reinen Farben ist ein Maß für die Sehstoff-Zerfalls-Adaptation. Die schnelle (neuronal) Rezeptoradaptation wird durch einen in allen Fällen konstanten Signal-Schwächungsfaktor berücksichtigt. Die nach diesen Prinzipien abgeleiteten Farbhelligkeitssignale stimmen gut mit den experimentellen Daten überein (vgl. Abb. IV_{9,10}).

Die Ausschaltung des chromatischen Hellanteils konnte außer durch Flickerabgleich auch durch Minimalkontrastabgleich erzielt werden (vgl. Kap. I). Diese Ergebnisse stimmen -wie erwartet- mit den Flickerdaten überein.

Die Existenz des Minimalkontrastes wirft in Teil B einige Fragen über die cortikale Kontrastberechnung auf, die von der bisher aufgestellten Modellstruktur nicht beantwortet werden können.

Einerseits existiert eine cortikale Struktur, die achromatische örtliche Signaldifferenzen als Kontrast analysiert. Andererseits muß - allein schon aufgrund der Existenz des Minimalkontrastes - eine weitere Struktur unabhängig von der ersten existieren, die eine noch zu definierende chromatische Signaldifferenz ebenfalls als Kontrast analysiert. Kaiser und Boyntons Theorie (1971) berücksichtigt diese Erkenntnisse. Sie sagt jedoch nicht, wie insbesondere der chromatische Kontrastanteil aus den afferenten Signalen gebildet wird (außerdem wird die Eingangs-log-Transformation nicht berücksichtigt). Daher kann sie den Verlauf des Minimalkontrastes als Funktion der Wellenlänge nicht voraussagen.

Eine neue Analyse der Daten von Kaiser und Boynton (s.oben) führt uns zu einer neuen Kontrast-Theorie: Die afferenten Farbsignale der Farbunterkanäle, die noch ihren Intensitätsanteil enthalten, werden summiert. Ortsdifferenzen dieser Summe bilden den Eingang des chromatischen Kontrastanalyzers (vgl. Abb. IV₁₆).

Eine solche chromatische Kontrastverarbeitung erklärt uns bisher unverstandene Funktionen: Sehschärfemessungen an heterochromatischen Gittern von Hilz und Cavanaugh (1970) finden in Abschnitt C₂ eine halbquantitative Deutung.

Teil A Theorie zur Helligkeitsübertragung

Abschnitt 1 : Ableitung des Farbhelligkeitssignals

- a) Bestimmung der cortikalen achromatischen Korrektursignale die den experimentellen Daten zuzuordnen sind.

In Kapitel I stellten wir fest, daß der chromatische Anteil am Direktelligkeitsabgleich bestimmt werden konnte durch Messung der die chromatische Helligkeit kompensierenden achromatischen Signaldifferenz (vgl. dazu Abb.I₈). Lineare cortikale Verrechnung in der Verrechnungseinheit für die Gesamthelligkeit ist vorausgesetzt.

Das cortikale achromatische Kompensationssignal ist nach unserem Modell mit der entsprechenden Intensitätsdifferenz des Reizes durch eine logarithmische Transformation und eine folgende nichtlineare Übertragung mit Sättigung verbunden. Aus den Meßkurven der Abb.I_{7,8,9,11,12} erhalten wir daher erst durch Logarithmierung die Bipolarsignale : Abb.IV_{1,2,3,4,5}. Eine nichtlineare Begrenzung der Differenzamplitude auf ein Signal, welches 0,6 log-Einheiten negativer Eingangsdifferenz entspricht (vgl. Kennlinie beim Bezold-Brücke-Effekt, Kap.III B₄), erzeugt endlich das cortikale achromatische Korrektursignal. Diese Begrenzung ist bei den Meßkurven vernachlässigbar. Daher entsprechen die Funktionsgrößen der Abb.I_{1,2,3,4,5} den cortikalen achromatischen Korrektursignalen. Diese Signale sind den chromatischen Helligkeitssignalen gleich -bis auf einen Wertungsfaktor, den wir willkürlich gleich 1 setzen, vgl.Abb.I_{5,6}. Damit haben wir den experimentellen Werten cortikale Signale zugeordnet und wir können in einem 2.Schritt versuchen, dieselben Signale rein theoretisch aus unserem Modell abzuleiten.

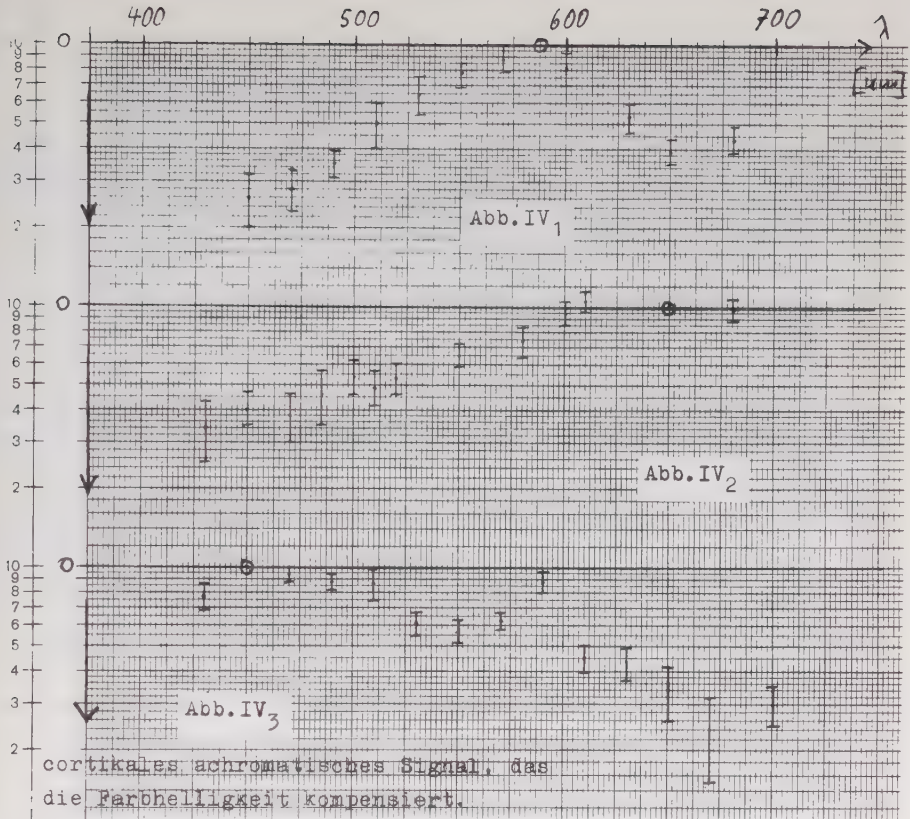


Abb. IV₁ entspricht der Abb. I₇, durch die Logarithmierung ist das cortikale Kompensationssignal direkt abzulesen
Gelb-Referenz und Flicker Messung

Abb. IV₂ entspricht der Abb. I₈: Cortikales Kompensationssignal bezogen auf Flicker-Einheiten
Rot-Referenz

Abb. IV₃ entspricht der Abb. I₉: Cortikales Kompensationssignal für Farbhelligkeit, bezogen auf Flicker-Einheiten
Blau-Referenz

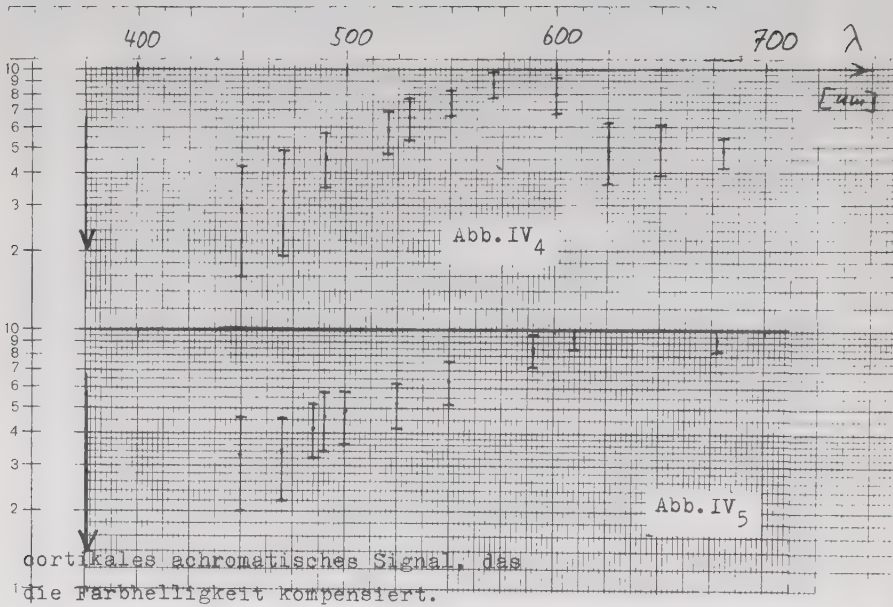


Abb. IV₄ entspricht der Abb. I₁₁, durch Logarithmierung ist das cortikale Signal direkt abzulesen :
 Cortikales Kompensationssignal für Gelb-Referenz und MKA-Einheiten

Abb. IV₅ entspricht der Abb. I₁₂.
 Cortikales Kompensationssignal für Farbhelligkeit für Rot-Referenz und MKA-Einheiten

Abschnitt 2 : Herleitung der Farbhelligkeitssignale aus der Modellstruktur und den FE -Kurven

Falls die Modellvorstellungen für die Helligkeitsverarbeitung (Kap.II_D) richtig sind, müssen sich die cortikalen Farbhelligkeitssignale aus den FE-Kurven (Kap.III) ableiten lassen. Dabei sind wegen der Verwendung von monochromatischen Meßlichtern Farbadaptationsvorgänge zu berücksichtigen. Nach den in Kapitel II entwickelten Vorstellungen über Farbadaptation (vgl. Kap.II, Abschnitt C₄) müssen wir bei der hier benutzten Reizanordnung (Abb.I₃ und I_{10b}) erwarten, daß

1. durch das Umfeld eine erhebliche Farbadaptation hervorgerufen wird (1.Störung) und daß
2. der Testreiz diese Farbadaptationseinstellung wiederum stört (2.Störung).

Das bedeutet, daß sich die einzelnen FE -Kurven je nach Umfeld und je nach Testreizwellenlänge relativ zueinander verschieben (bezogen auf die Einstellung bei Neutraladaptation, s.Abb.III_{1a,b}), so daß die Farbdifferenzsignale nicht mehr aus der Neutral-Weiß-Stellung zu berechnen sind, sondern aus den jeweiligen Adaptationseinstellungen.

Adaptation durch das Referenz-Umfeld allein

Aus der Lage der Reinen Farben kann man (vgl.Kap.II C₄) die Adaptationsverschiebung der FE-Kurven abschätzen:

- a) Adaptation durch einen $\lambda = 650\text{nm}$ -Referenzreiz verschiebt nach einigen 10 Sekunden den Adaptationszustand derartig, daß Reines Gelb nach $606 \pm 2 \text{ nm}$, Reines Grün nach $535 \pm 5\text{nm}^*$ verschoben wird. Es resultiert eine neue Lage der FE-Kurven : Abb.IV₆ -durchgezogene Kurven.

* Geringe Anwesenheit von Streulicht und nicht vollständige Dunkeladaptation verhindert diese Einstellung. Der Testreiz zerstört bei Einwirkung von einigen Sekunden ebenfalls diese Einstellung. Durch seine Wirkung wird in diesem (Blau-Referenz)-Fall die Empfindlichkeit des Blau-Rezeptors so geregelt, daß er sich von der Weiß-Einstellung nicht unterscheiden läßt. Daher werden die in den Abb. _{6,7} gestrichelten Blau-Kurven als Resultat der 1.Störung angesehen.

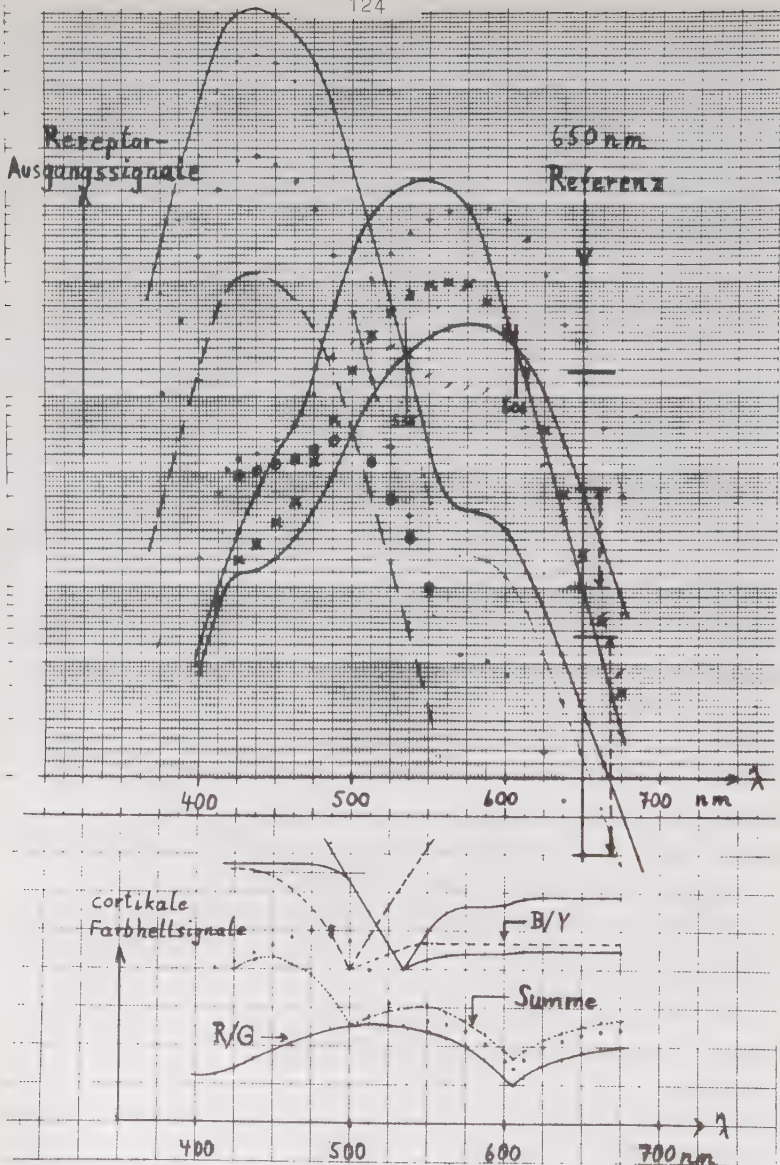


Abb. IV₆ Modellfarbhelligkeit für Rot-Referenz $\lambda_{\text{Ref.}} = 650 \text{ nm}$.

Farbadaptation durch das Umfeld verschiebt die PE-Kurven, so daß die Rezeptor - Ausgangssignale für gleichenergetische monochromatische Reize sich aus den oben durchgezogenen Funktionen ergeben. Diese Adaptationsänderung verschiebt das Reine Gelb von 575 nm auf 606 nm, das Reine Grün von 500 nm auf 535 nm. Die 2. Störung der PE-Kurven durch den Testreiz verringert die wirksamen Farbsignaldifferenzen in der bezeichneten Weise: Kreuze zeigen die Verringerung der Rot/Grün-Differenzen; Kreise zeigen die Verringerung der blau/Gelb-Differenzen.

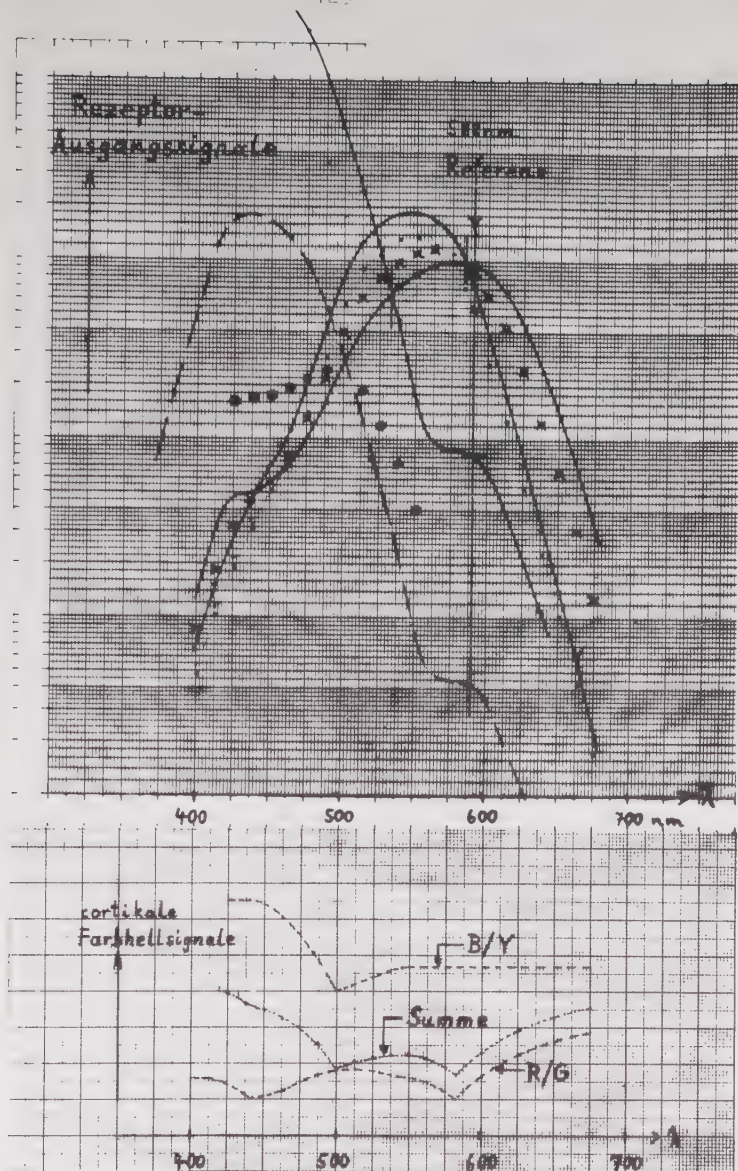


Abb. IV₇ Modellfarbhelligkeit für Gelb-Referenz: $\lambda_{\text{Ref.}} = 588 \text{ nm}$.

Farbadaptation durch das Umfeld verschiebt die FE-Kurven, so daß die Rezeptor - Ausgangssignale für gleichenergetische monochromatische Reize sich aus den oben durchgezogenen Funktionen ergeben. Diese Adaptationsänderung verschiebt das Reine Gelb von 575 nm auf 585 nm, das Reine Grün von 500 nm auf 532 nm. Die 2. Störung der FE-Kurven durch den Testreiz verringert die wirksamen Farbsignaldifferenzen in der bezeichneten Weise: Kreuze zeigen die Verringerung der Rot/Grün-Differenzen; Kreise zeigen die Verringerung der Blau/Gelb-Differenzen.

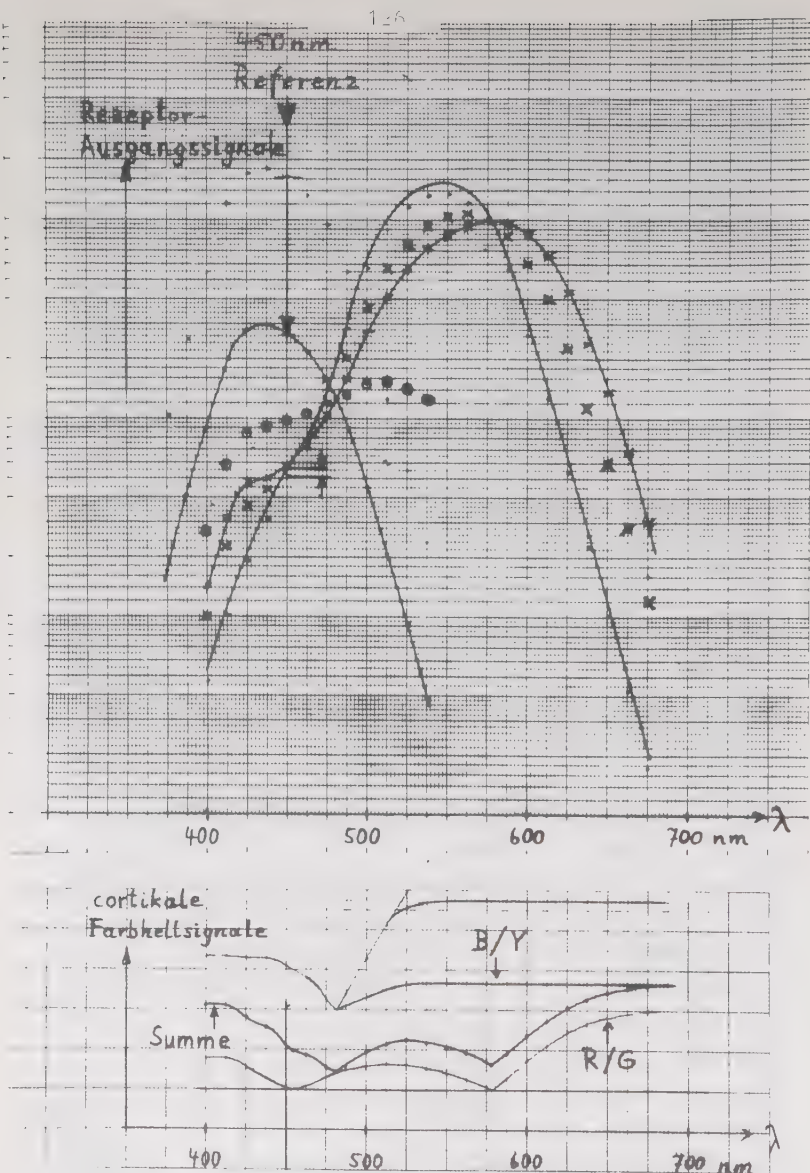


Abb. IV₈ Modellfarbhelikkeit für Blau-Referenz: $\lambda_{\text{Ref.}} = 450 \text{ nm}$.

Farbadaptation durch das Umfeld verschiebt die FE-Kurven, so daß die Rezeptor - Ausgangssignale für gleichenergetische monochromatische Reize sich aus den oben ausgezogenen Funktionen ergeben. Diese Adaptationsänderung verschiebt das reine Gelb von 575 nm auf 578 nm, das reine Grün von 500 nm auf 482 nm. die 2. Störung der FE-Kurven durch den Testreiz verringert die wirksamen Farbsignaldifferenzen in der bezeichneten Weise: Kreuze zeigen die Verringerung der Rot/Grün-Differenzen; Kreise zeigen die Verringerung der Blau/Gelb-Differenzen.

- b) Adaptation durch einen $\lambda = 588\text{nm}$ -Referenzreiz ändert den Adaptationszustand so, daß Reines Gelb nach $585 \pm 1\text{ nm}$, Reines Grün nach $532 \pm 5\text{ nm}$ verschoben* wird. Die neue Lage der rE-Kurven ist in Abb.IV₇ -durchgezogene Kurve- dargestellt.
- c) Der Blau-Adaptation-Referenzreiz ($\lambda = 450\text{nm}$) verschiebt Reines Gelb nach $578 \pm 1\text{ nm}$ und Reines Grün nach $482 \pm 7\text{ nm}$. Das zeigt Abb.IV₈ -durchgezogene Kurven- .

Die Umfeld-adaptationsbedingten Empfindlichkeitseinstellungen werden durch den Testreiz wegen der schnellen neuronalen Regelung (vgl.Kap.II A₂) erneut modifiziert. Die Wirkung dieser 2. Störung wird so bemessen, daß die Versuchsergebnisse möglichst gut beschrieben werden. Aus diesem Grunde wird angenommen, daß unter den hier vorliegenden Versuchsbedingungen der Testreiz die Abweichungen der Regelsignale aus der Ruhestellung (nach der 1.Störung) um den Faktor 3 verringert (vgl. Abb.II₂₈ : Faktor $r=3$). Bei allen Kombinationen von Referenz- und Testreizwellenlängen wird so unter Benutzung eines einzigen (adaptations-) Prinzips mit der Wahl eines einzigen Parameters eine gute Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie hergestellt.

Aus den Empfindlichkeitswerten der korrigierten (logarithmierten) FE-Kurven berechnen wir durch Differenzbildung und nichtlineare Übertragung (Begrenzung bei 0,5 log-Einheiten) die Eingangssignale der cortikalen chromatischen Verrechnungseinheiten: Abb.IV_{6,7,8}-untere Zeichnungen.

Nach der Modellverschaltung (vgl.Abb.I₂ und Abb.II₂₉) werden die Farbsignale gewichtet zur achromatischen Helligkeit addiert:

$$\text{Chromatischer Helligkeitsbeitrag} = \alpha \times \text{Rot-Signal} + \beta \times \text{Grün-Signal} + \gamma \times \text{Blau-Signal} + \delta \times \text{Gelb-Signal}$$

* Fortsetzung der Randbemerkung von Seite 124

Es wurde qualitativ bei den Messungen bemerkt, daß die Einstellung des Blau-Rezeptors sich schneller ändert als die der anderen Rezeptoren. Es ist daher anzunehmen, daß das Gleichgewicht des Zerfalls/Erzeugungsprozesses des Blau-Sehstoffs anders gebildet wird als das der anderen Rezeptoren.

mit $\alpha = \beta = \gamma = 1$ und $\delta = \frac{1}{4}$ erhalten wir die summierten Faronelligkeitswerte der Abb. IV_{6,7,8}.

Ein Vergleich der theoretischen Werte mit den experimentellen Daten zeigt eine gute Übereinstimmung sowohl bei der Flicker-Referenz (Abb. IV_{9a,b,c}) als auch bei der MKA-Referenz (Abb. IV_{10a,b}).

Wenn man allein die 588 nm - Referenz - Farbhelligkeitsfunktion kennt, so erwartet man für Blau-Referenz, $\lambda_{\text{ref}}=450\text{nm}$, starke negative Farbhelligkeiten im grünen und grün-gelben Spektralbereich des Testfeldes -vorausgesetzt, das System ist gegen Infeld-Umfeld-Vertauschung invariant. Tatsächlich findet man bei ungenügender Adaptation negative Werte -wie Vorversuche zeigten.

Das Fehlen von negativen Farbhelligkeiten bei den obigen Messungen mit 450nm-Referenz ist also auf starke Adaptation zurückzuführen, die für das Umfeld stärkere Wirkungen hat als für das Infeld.

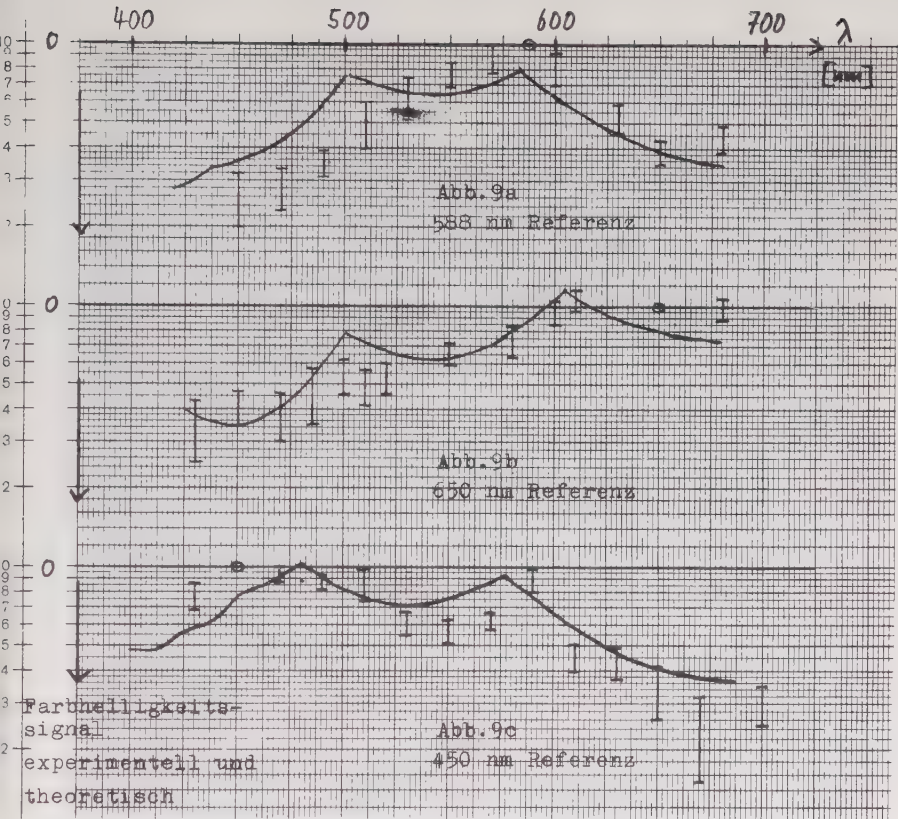


Abb. IV_{9a,b,c} Vergleich der experimentellen und der theoretischen Farbhellickeitssignale
 Die experimentellen Werte sind die Farbhellickeitsgrößen in Flicker-Einheiten. Als Fehler ist die Standardabweichung der Meßreihen angegeben.
 Die theoretischen Werte sind die durchgezogenen Funktionen.

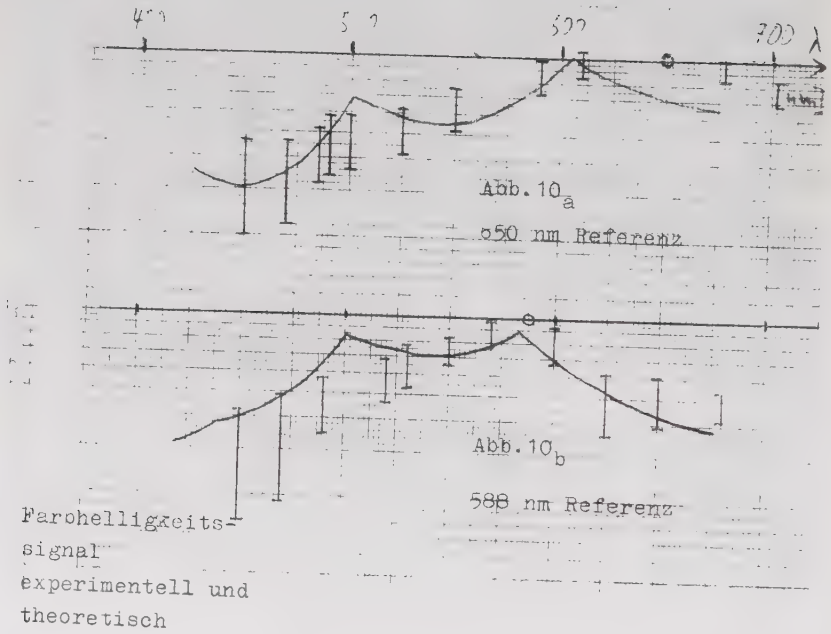


Abb. IV 10a, b Vergleich der experimentellen und der theoretischen Farbhellickeitssignale
Die experimentellen Werte sind die Farbhellickeitsgrößen in MKA-Einheiten. Als Fehler ist die Standardabweichung angegeben.
Die theoretischen Werte sind die durchgezogenen Funktionen.

Teil B: Kontrast - Modell

Einleitung

In Kapitel I konnten wir zeigen, daß das Kriterium des Minimal-kontrasts dieselben experimentellen Ergebnisse liefert wie das Kriterium des Flicker-Abgleichs. Wir sehen darin einen weiteren * Beweis dafür, daß beim MKA ebenso wie beim Flicker-abgleich nur das achromatische System wirksam ist.

Beim MKA ist im abgeglichenen Zustand ein Restkontrast -der Minimalkontrast- sichtbar, über den unser Modell bisher keine Aussagen macht.

Es stellt sich die Frage, wie unser Modell erweitert werden muß, um die Erzeugung des Kontrasts -insbesondere des Minimal-kontrasts- zu beschreiben.

Eine Theorie des (Minimal-) Kontrasts muß die von Kaiser, Herzberg und Boynton (1971) gemessenen Eigenschaften des Minimal-Kontrasts richtig aus unseren FE-Kurven ableiten. Diese Eigenschaften sind folgende:

1. Der Minimal-Kontrast ändert sich als Funktion der Wellenlänge gemäß Abb. IV₁₁.

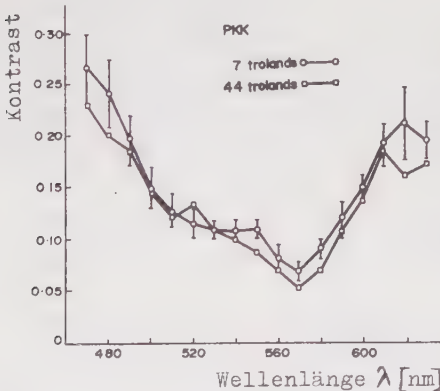


Abb. IV₁₁ Minimalkontrast für Weiß-Referenz als Funktion der (Testreiz-) Wellenlänge. Auf der Ordinate ist der äquivalente Weiß-Weiß-Kontrast aufgetragen. (Nach Messungen von Kaiser, Herzberg und Boynton, 1971; Beobachter PKK).

* Wagner und Boynton lieferten 1972 einen 1. Hinweis, da sie zeigen konnten, daß a. Leuchtdichtewerte, nach MKA gemessen, dieselbe Spektralempfindlichkeit besitzen wie die Flicker-abgleichswerte und daß b. die nach beiden Methoden gemessenen Leuchtdichten sich additiv überlagerten (Erfüllung Abneys Gesetz).

2. Abweichungen von der Minimalkontrasteinstellung einer heterochromatischen Kante (Weiß-mono-chromatische Strahlung) werden "nachgemischt" mit der Kontrasteinstellung einer Weiß-Weiß-Kante. Es zeigt sich, daß der Kontrast-eindruck an der heterochromatischen Kante bei steigendem Objektkontrast langsamer zunimmt als der Kontrasteindruck an einer homochromatischen (Weiß-Weiß-)Kante, vgl. Abb. IV₁₂. Man sieht, daß der heterochromatische Kontrast, der zunächst aufgrund des **Minimal-Rest-Kontrasts** höher ist als der Weiß-Weiß-Kontrast, bei steigendem Objekt-Kontrast sogar niedriger wird.

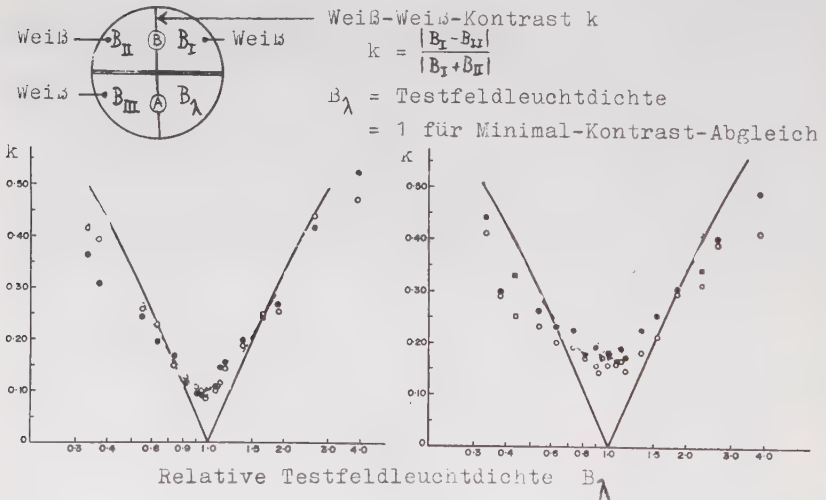


Abb. IV₁₂ a) Beobachter RMB b) Beobachter PKK
Kontrastabgleich für Kontraste $\geq$ MKA nach Kaiser, Herzberg und Boynton.

Die leeren Kreise bedeuten Negativer Vergleichskontrast, d.h. $B_I < B_{II}$. Die gefüllten Kreise bedeuten Positiver Kontrast, d.h. $B_I > B_{II}$. Der Kontrast zwischen B_{III} und B_λ an der unteren Kante A (s. Testzeichen) wird vorgegeben. Der Kontrast k zwischen B_{II} und B_I an der oberen Kante B wird damit abgeglichen.

Die durchgezogene Kurve würde sich ergeben, wenn das mono-chromatische Feld durch Weiß ersetzt würde (nach den genannten Autoren).

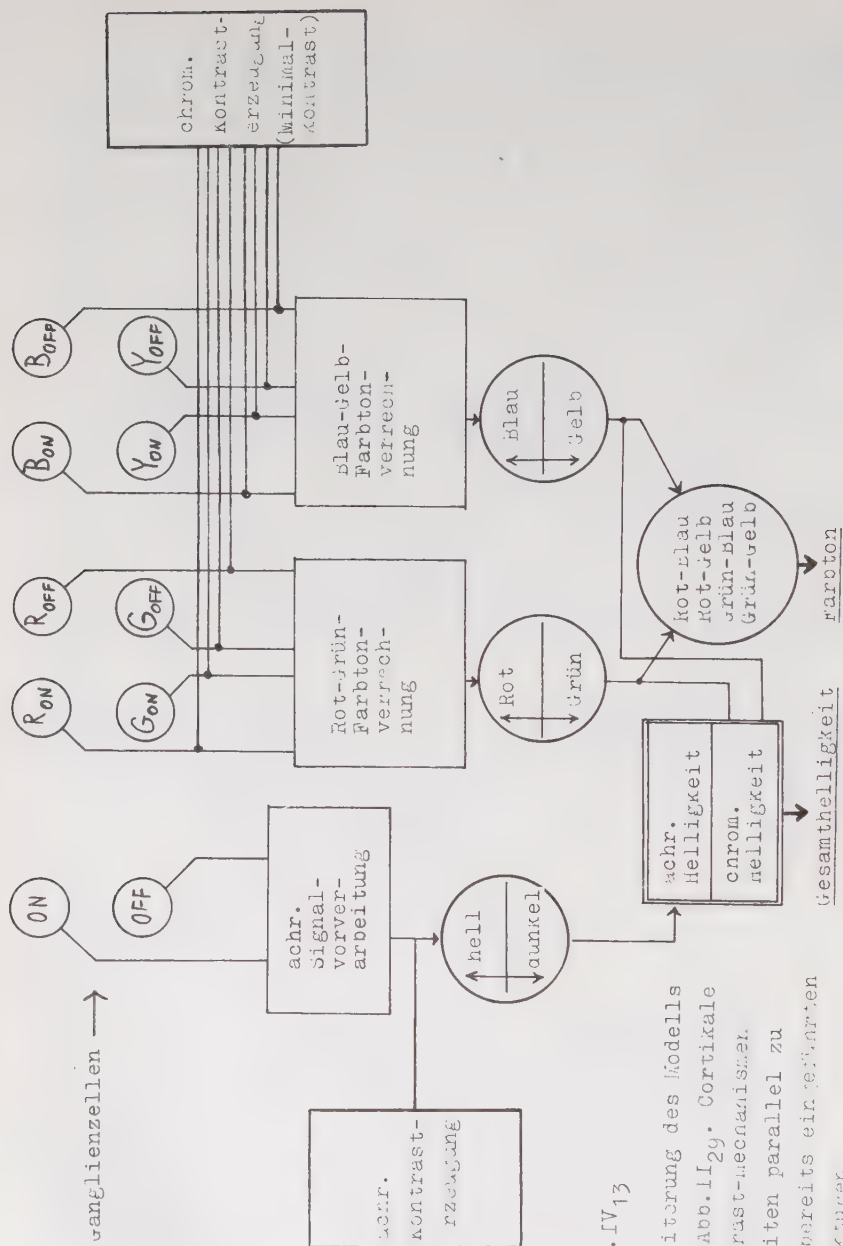
Man sieht bereits an diesen beiden Eigenschaften der Kontrastübertragung, daß in irgendeiner Weise Farbzellen (vgl. Kap.IIC) an der Kontrastübertragung beteiligt sind. Diese Ansicht wird unterstützt von Befunden von Daw und Gouras, 1973, die im Cortex Zellen finden, die sowohl auf Farbe (Wellenlängenunterschiede) als auch auf Intensitätsunterschiede reagieren; zusätzlich sind sie orientierungsspezifisch. Das bedeutet, daß das Verarbeitungsschema unseres Modells (Abb.II₂₉) ergänzt werden muß:

Die Reinen Farbzellen des Cortex extrahieren nach dem bisherigen Modell aus den Signalen der retinalen Typ O+F -Zellen (Farbe und Intensitätskodierung s.Abb.II₁₆) den Farbton; die Intensitätsantwort wird eliminiert.

Es ist naheliegend, daß auch die Intensitätsantwort der Typ O+F -Zellen ausgewertet wird. Die von Daw und Gouras gefundenen Zelltypen könnten parallel zu den Reinen Farbzellen von den Signalen der Typ O+F -Zellen (jeweils einer Klasse) gespeist werden:

(Abb.IV₁₃).

Es wird sich im Folgenden zeigen, daß die Modell-Beschreibung der psychophysischen Eigenschaften des Minimal-Kontrasts nur durch die Existenz der genannten Zelltypen möglich wird.



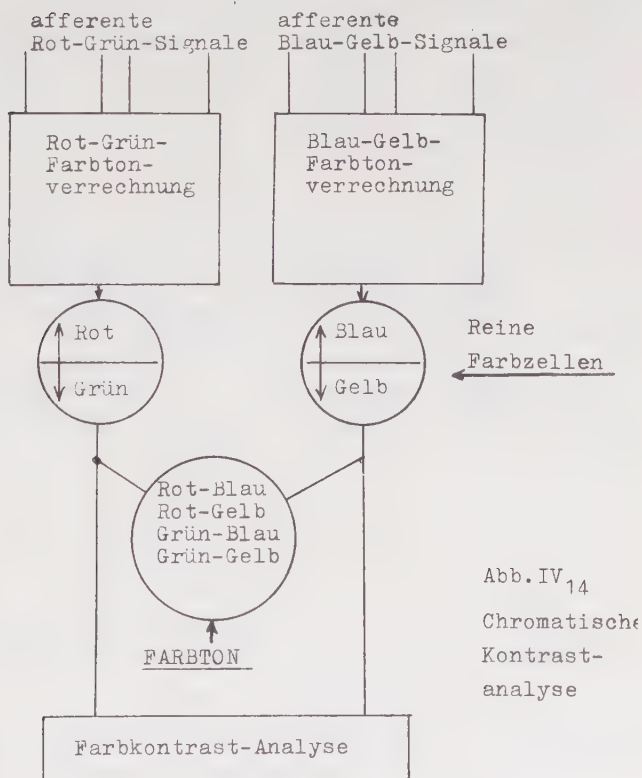
Äob. IV¹³

Erweiterung des Modells von Abbott²⁹. Cortikale Kontrast-mechanismen arbeiten parallel zu den bereits eingeführten Strukturen.

Abschnitt 1 : Kontrastmodell - Alternativen

wenn wir zunächst von der am Schluß der Einleitung gemachten Zuordnung von elektrophysiologischen Zellstrukturen und Kontrastübertragung absehen, ergibt sich folgende Möglichkeit der Kontrasterzeugung im Cortex:

1. Möglichkeit: Abb. IV₁₄. Diegänge der Reinen Farbzellen die auch Farbhelligkeit erzeugen, liefern Signale an einen Kontrastanalysator, dessen Ausgang die Wahrnehmungsgröße Farbkontrast (Kantenschärfe, Scharfe) liefert.



Aus dieser Vorstellung (Abb. IV₁₄) kann -bei Verwendung der Modell -F₁-kurven- auf den spektralen Verlauf (Eigenschaft 1 in der Einleitung) des Minimalkontrasts geschlossen werden. Die Eigenschaft 2 (Verlauf der Kontrastwahrnehmung bei vom Minimalkontrast abweichender Einstellung) ist dagegen nicht abzuleiten.

Außerdem ist die electrophysiologische Struktur, die möglicherweise kantenspezifisch ist (s. Einleitung), nicht in dieser Modellvorstellung 1 enthalten.

Die folgenden beiden Modellmöglichkeiten enthalten die electrophysiologische Struktur, nach der die Eingänge der Reinen (Modell-)Farbzellen parallel ebenfalls mit Kontrastanalytoren verbunden sind.

Die 2. Modellmöglichkeit ist demgemäß in Abb. IV₁₅ skizziert: Alle in den Cortex einlaufenden Signale der retinalen Typ O+F-Zellen werden -klassifiziert nach ON- und OFF- Zellen- summiert und das Resultat wird vom chromatischen Kontrastanalysator berechnet.

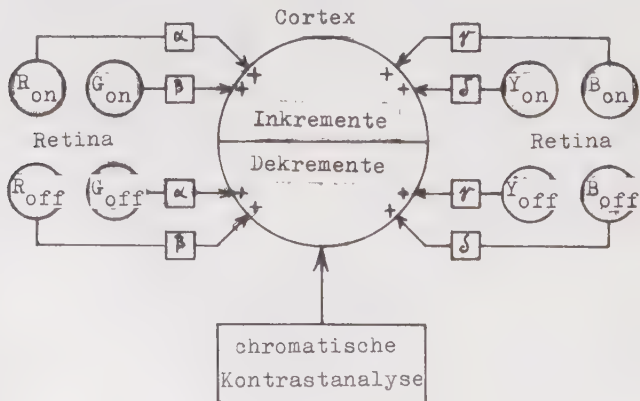


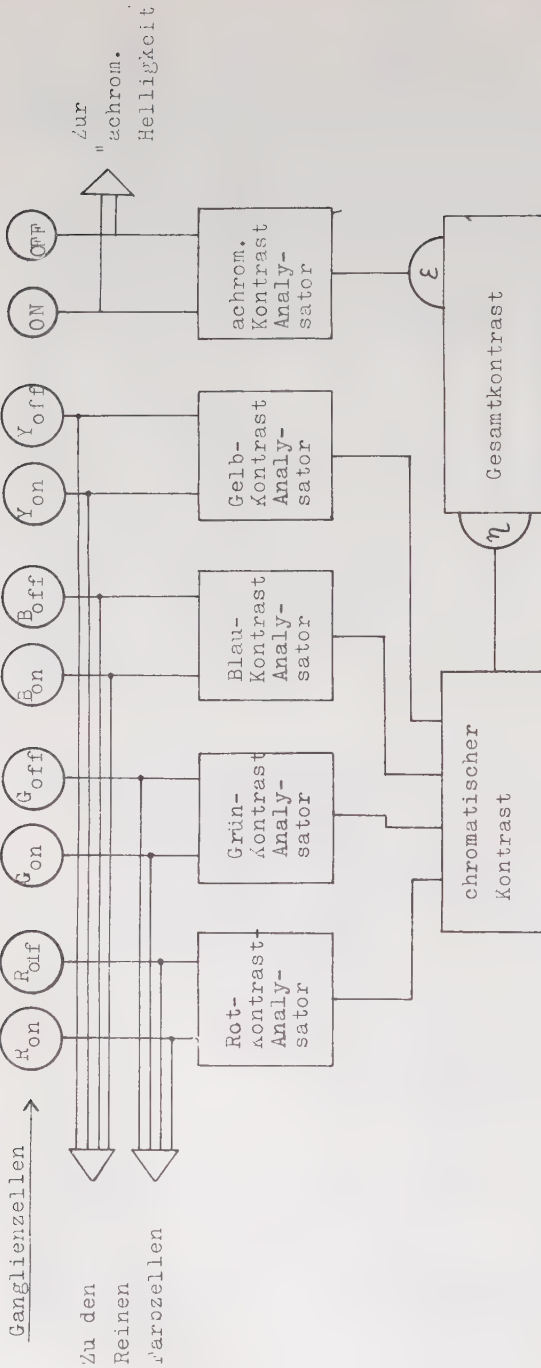
Abb. IV₁₅ Erzeugung von chromatischem Kontrast
-2. Möglichkeit-

Ein Versuch, die Wellenlängenabhängigkeit des Minimalkontrast (Bedingung 1) aus diesem Modell abzuleiten, scheitert: Die

Funktion hat bei 500 nm eine Nullstelle, die auch bei großzügiger Variation aller beteiligten Parameter nicht eliminiert werden kann.

Wir gehen daher gleich zur 3.Möglichkeit über : Abb.IV₁₆ .

Die Fasern jeweils einer Kanalunterklasse werden summiert und auf unabhängige Kontrastanalysatoren geleitet. Die Summe dieser Kontrast-Analysator-Ausgangssignale bildet das chromatische Kontrastsignal, welches beim Minimal-Kontrast-Abgleich den Minimal-Kontrast erzeugt.

Abb. IV₁₀ Modell - Kontrast - Analyse

Der chromatische Kontrast wird gebildet durch Summation aller Teilfarbkontraste. Der Gesamtkontrast setzt sich aus dem chromatischen und aus dem achromatischen Kontrast zusammen - mit bestimmten Gewichten η bzw. ϵ . Da sich nach dem in Kap. II eingeführten Prinzip der reziproken Hemmung ON- und OFF -Antworten derselben Farbkategorie gegenseitig ausschließen, können wir die entsprechenden Antworten in einen einzigen Kontrastanalysator schicken, ohne daß Kontrastinformation verlorengeht (durch gegenseitiges Auslöschen).

Abschnitt 2 : Ableitung des Minimalkontrasts als Funktion der Wellenlänge aus unserem Kontrastmodell Abb.IV₁₆

Der Minimalkontrast wird durch das chromatische Kontrastsignal gebildet. Seine Größe ergibt sich aus den Signalen aller Farbkä-näle. Um diese Signale berechnen zu können, müssen die Rezeptorsignale bekannt sein, die beim Übergang vom weißen zum monochromatischen Feld erzeugt werden.

Im Falle des Minimalkontrastabgleichs ergibt sich die Intensitätsverteilung der monochromatischen Lichter aus der Spektral-empfindlichkeit des achromatischen Kanals: Abb.IV₁₇ zeigt die Multiplikationsfaktoren, mit denen die monochromatischen Reize der Einheitsenergie multipliziert werden müssen, um dasselbe achromatische Signal zu ergeben wie eine energieggleiche Weiß-Strahlungsverteilung der Einheitsenergiedichte. Die obige Skala der Abb.IV₁₇ zeigt die relativen Empfindlichkeitswerte der zugrunde gelegten achromatischen Spektralempfindlichkeit; sie entspricht etwa der CIE-V_λ-Funktion. Ihr Verlauf ist bei der folgenden Ableitung nicht sehr kritisch.

Die Intensitätswerte der monochromatischen Strahlung der Abb.IV₁, liegt beim MKA, der ein Abgleich desachr. Kanals ist, vor. Aus unseren Modell—FE—Kurven können wir damit die Rezeptorsignaländerungen berechnen, Wenn wir von Weiß-Reizung (energieggleiches Spektrum, Einheitsenergiedichte) auf monochromatische Reizung (mit den Intensitäten der Abb.IV₁₇) übergehen:

Seien $r(\lambda_i)$, $g(\lambda_i)$, $b(\lambda_i)$ die Rezeptorantworten für monochromatische Reize der Einheitsenergie (Abb.IV_{18a}).

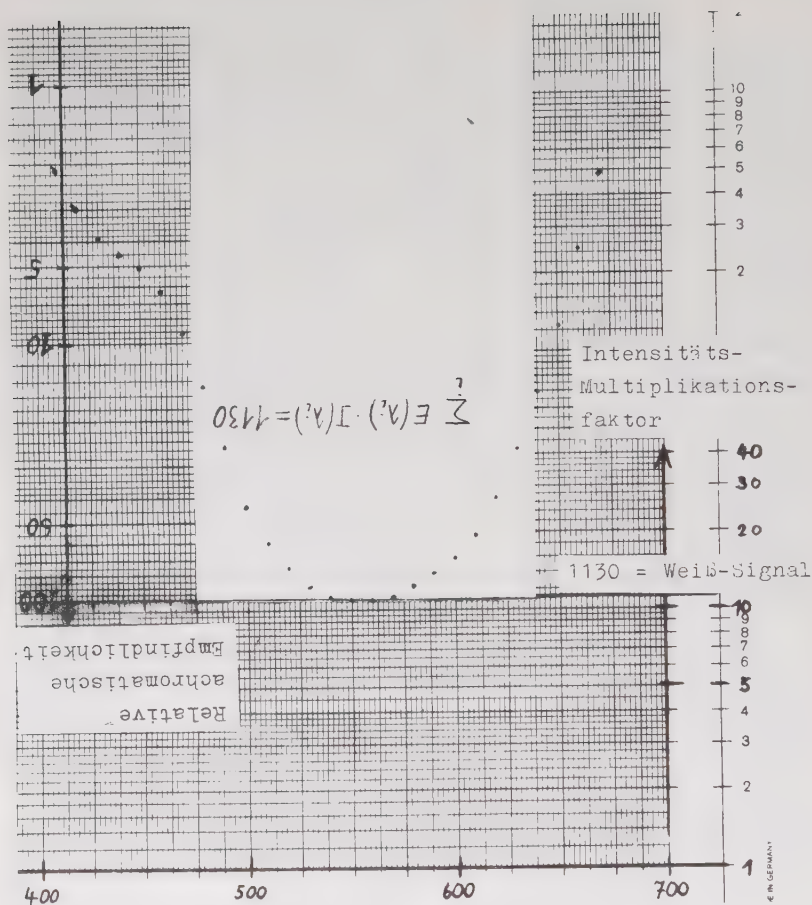
Dann sind in unserem Fall die Weiß-Ausgangssignale

$$\sum_i r(\lambda_i) I_i = \sum_i g(\lambda_i) I_i = \sum_i b(\lambda_i) I_i$$

mit $I_i :=$ Intensität der Strahlung im Intervall $\Delta\lambda_i$
(Intervalle bei der graphischen Summation = 10 nm)

festen Größen mit dem Zahlenwert 760 —entsprechend der Fläche unter jeder Kurve.

Diese 3 gleichen Signale ändern sich beim Übergang auf die monochromatische Strahlungsverteilung $I(\lambda_i)$ achr. Abgleich der Abb.IV₁₇

Abb. IV₁₇ Rechte Skala:

Multiplikationsfaktoren für monochromatische Intensitäten, die erforderlich sind, um dasselbe achromatische Zellsignal zu erzeugen wie dasjenige von energieggleicher Weiß-Strahlung der Einheitsenergie.

Linke Skala:

Relative Empfindlichkeit des achromatischen Kanals.

Weiß-Signal

760

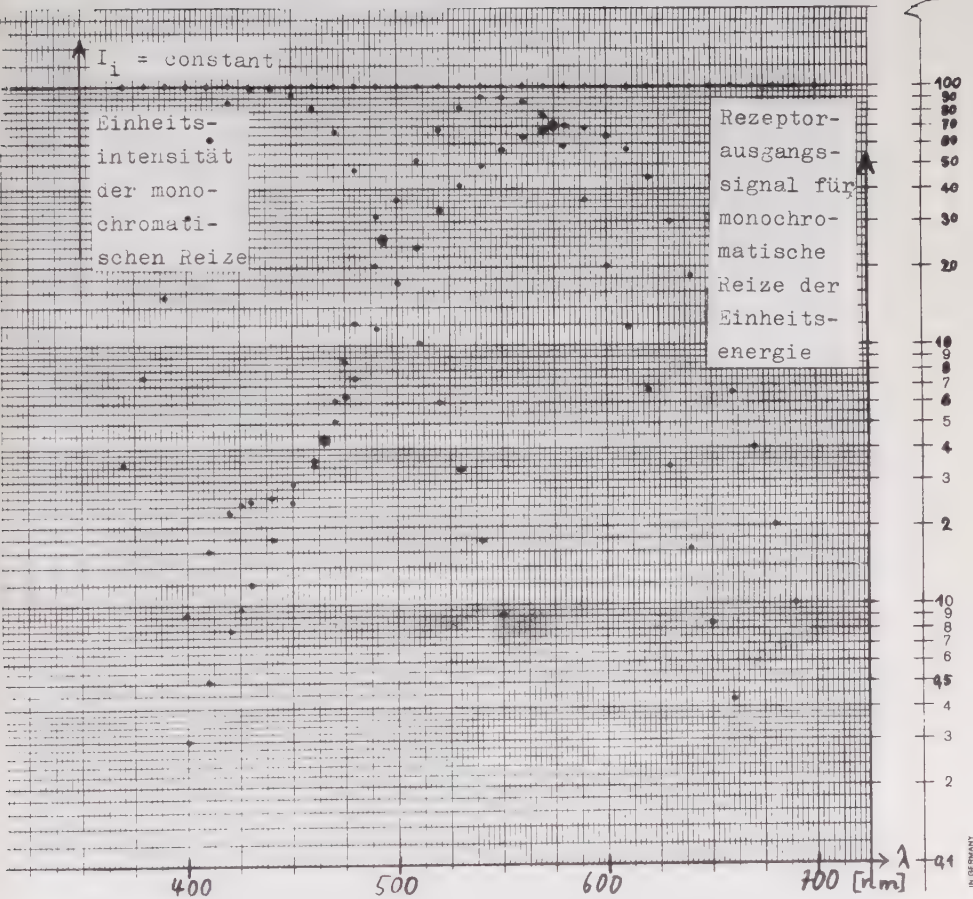


Abb. IV_{18a} Rezeptorantworten für monochromatische Reize der Einheitsintensität.

Bei der eingezeichneten Normierung erzeugt ein gleich-energetischer Reiz (der weiß aussieht) in jedem der 3 Rezeptoren ein Signal, das dem Zahlenwert 760 auf der Ordinate entspricht.

folgendermaßen:

$$760 = \sum_i r(\lambda_i) I_i \longrightarrow r(\lambda_i) I(\lambda_i)_{\text{achr. Abgleich}}$$

$$760 = \sum_i g(\lambda_i) I_i \longrightarrow g(\lambda_i) I(\lambda_i)_{\text{achr. Abgleich}}$$

$$760 = \sum_i b(\lambda_i) I_i \longrightarrow b(\lambda_i) I(\lambda_i)_{\text{achr. Abgleich}}$$

Um Zahlen zu erhalten, die proportional zu den Rezeptorausgangssignalen sind, müssen die erhaltenen Werte logarithmisch aufgetragen werden. Abb. IV_{18b} zeigt das Ergebnis. Ausgehend von der konstanten Linie bei 760 ändern sich die Rezeptorsignale in der bezeichneten Art und Weise.

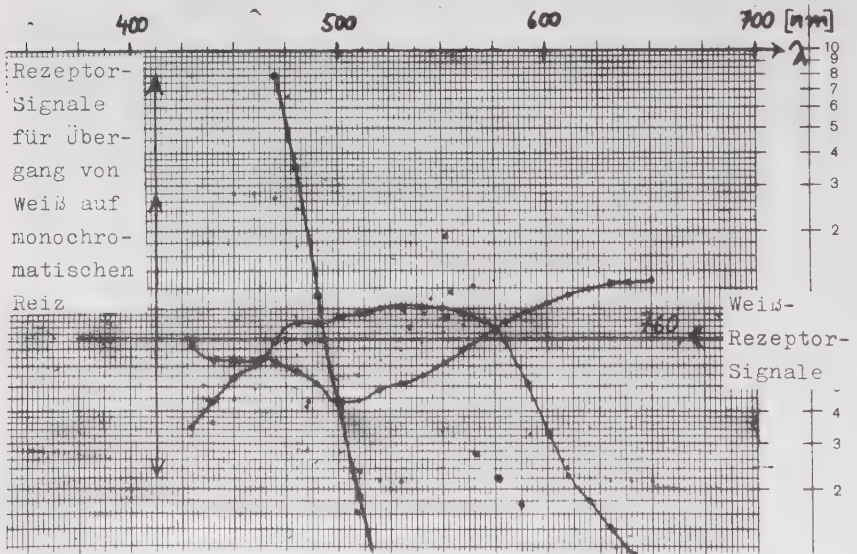
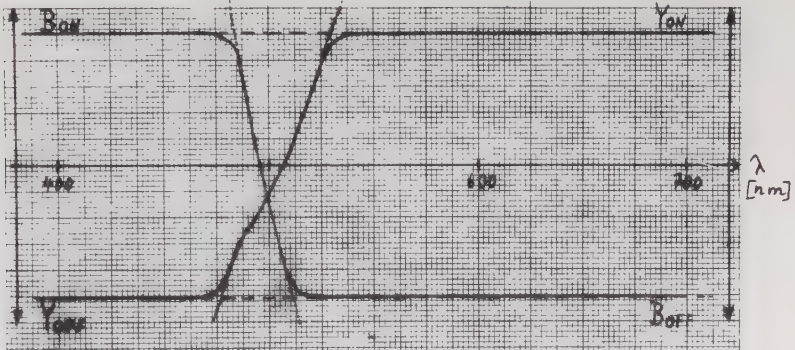


Abb. IV_{18b} Änderungen der Rezeptorsignale bei Übergang von Weiß-Reizung (gleichenergetische Spektralverteilung) auf monochromatische Reize mit den Intensitäten der Abb. IV₁₇-rechte Skala.

Die Ausgangssignale der Bipolarzellen erhalten wir aus der Abb. IV_{18b} durch Berücksichtigung der Zentrumswirkung mit dem Gewicht 1 und der Peripheriewirkung mit dem Gewicht 1/2 als Näherung.*



Cortikale Einzelzellensignale

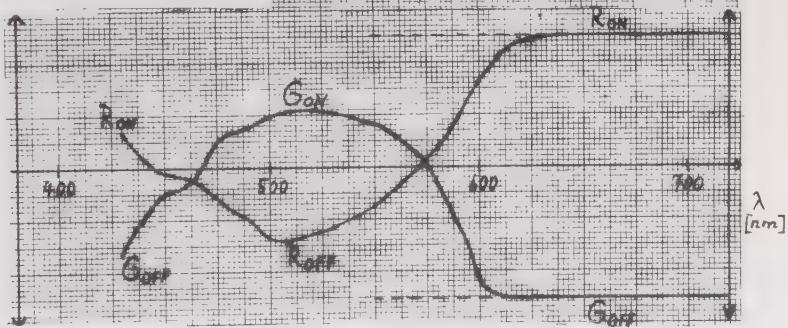


Abb. IV₁₉ Cortikale Signale der Typ O+F -Farbzellen als Reaktion auf den Kontrastsprung, der dem Minimalkontrast entspricht. Der Kontrast wird von dem Übergang von einem Weiß-Feld zu einem monochromatischen Feld erzeugt.

* Wir führen hier eine Bewertung der Peripheriewirkung ein, da wir annehmen, daß der Kontrastdetektor eine geringere örtliche Integrationsbreite hat als die Peripherie des Rezeptiven Eingangsfeldes. Dann schwächt der Ortsfrequenzgang des Kantendetektors die niederfrequenten Komponenten der Kantensprungfunktion (Peripherieanteil) relativ zum Zentralanteil. Das Gewicht 1/2 für die Peripheriewirkung ist nur als grobe Näherung zu werten. Bessere Annahmen setzen die Kenntnis der Struktur der chromatischen Kantendetektoren voraus.

Die Ganglienzellsignale erhalten wir daraus durch Begrenzung bei $\pm 0,5$ log-Einheiten. Das Ergebnis sind die afferenten cortikalen Signale der Typ-O+F-Farbzellen: siehe Abb. IV₁₉. Das Farbkontrast-Signal entsteht durch Summation der afferenten Farbsignale der Abb. IV₁₉. Wie bei der Erzeugung der Farbhelligkeit werden die Blau-, Rot- und Grün-Signale mit dem Faktor 1 bewertet, das Gelb-Signal dagegen mit dem Faktor 1/4. Das Ergebnis zeigt Abb. IV₂₀.

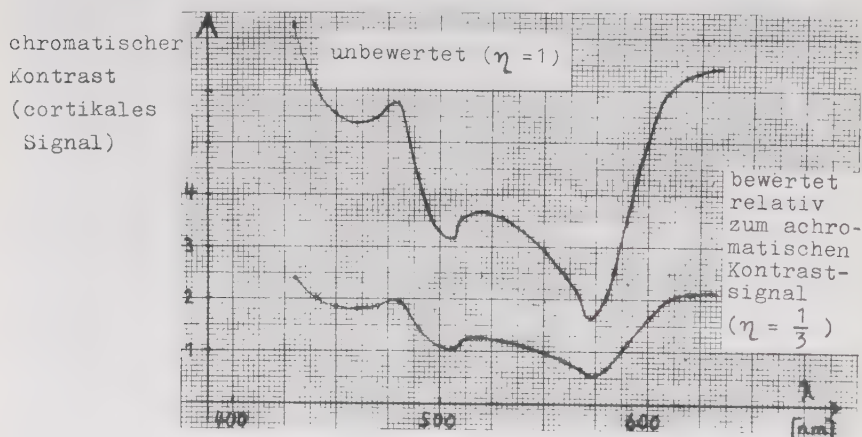


Abb. IV₂₀ Cortikales Farbkontrast-Signal unter der Bedingung des achromatischen Abgleichs der Vergleichsfeldsignale.

Die durchgezogene Funktion stellt die unbewertete Modellfunktion dar ($\eta = 1$ in Abb. IV₁₆). Die gestrichelte Funktion stellt die bewertete Funktion für den Beobachter PKK dar; beste Übereinstimmung von Modelldaten und experimentellen Daten ist für $\varepsilon = 1$ und $\eta = \frac{1}{3}$ zu erreichen.

Um diese Funktion mit den experimentellen Werten von Kaiser, Herzberg und Boynton (Abb. IV₁₁) vergleichen zu können, muß bei letzteren die Ordinate von Kontrast $k = \frac{B_1 - B_2}{B_1 + B_2}$ in cortikale Signale umgerechnet werden. Bezogen auf $B_2 = 1$ ergibt sich für $B_1 < 1$:

$$B_1 = \frac{1-k}{1+k}$$

Abb. IV_{21a} zeigt das Ergebnis.

Die Rezeptorsignale der Abb. IV_{21a} erzeugen das Kontrast(-Nachmisch-)Signal an der oberen Weiß-Weiß-Kante des Testfeldes von Abb. IV₁₂ auf folgende Art und Weise:

Bei einem Weiß-Weiß-Kontrast entsteht nach unserem Modell nicht nur ein achromatisches Kanten-Kontrast-Signal. Vielmehr erzeugt der chromatische Kontrastkanal ebenfalls ein Signal (s. Abb. IV_{21b}), welches durch die Differenz der Intensitäts-Impulsreaktionsfunktionen von Zentrum und Peripherie der Bipolarzelle gebildet wird.

Ein Unterschied zum achromatischen Rezeptiven Feld besteht in der möglicherweise größeren Ausdehnung des Zentrums beim Rezeptiven Farbfeld (vgl. die in Kap. I angegebenen Quellen über elektrophysiologische Untersuchungen). Eine Schwächung der Weiß-Differenzantwort bei Farbfeldern relativ zu achromatischen Feldern ist die Folge. Für den Beobachter PKK wählen wir den Schwächungsfaktor $\frac{1}{2,3}$, der eine gute Übereinstimmung von Theorie und Experiment ergibt.*

Außerdem muß ein weiterer Faktor, der cortikale Bewertungsfaktor η des chromatischen Kontrasts, festgelegt werden (in bezug auf den achromatischen Kontrast mit dem Faktor $\varepsilon = 1$, vgl. Modell Abb. IV₁₆). η wird so gewählt, daß die theoretische Funktion der Abb. IV₂₀ gut mit den aus den Meßdaten folgenden Kontrastsignalen übereinstimmt. $\eta = \frac{1}{3}$ erfüllt diese Forderung - s. Abb. IV_{21b} : Das chromatische Kontrastsignal, das aus den gemessenen Kontrastwerten folgt - mit der Wertung $\frac{1}{2,3} \cdot \frac{1}{3}$ - ist durch die punktierte Funktion dargestellt. Um das Gesamtkontrastsignal an der Weiß-Weiß-Kante zu erhalten, ist die Summe mit dem achromatischen Kontrastsignal ($\varepsilon = 1$, strichpunktierte Funktion) zu bilden. Das resultierende Gesamtkontrastsignal ist durch Kreuze gekennzeichnet.

Zum Vergleich ist die theoretische Farbkontrastfunktion für die Weiß- λ -Kante eingezeichnet (Achtung, Maßstabsänderung gegenüber Abb. IV₂₀). Man sieht, daß die aus den FE-Kurven abgeleitete Funktion (durchgezogen) gut mit der aus den Meßdaten erzeugten Funktion (Kreuze) übereinstimmt.

* Dieser Wert folgt aus Experimenten, die im 3. Abschnitt beschrieben werden.

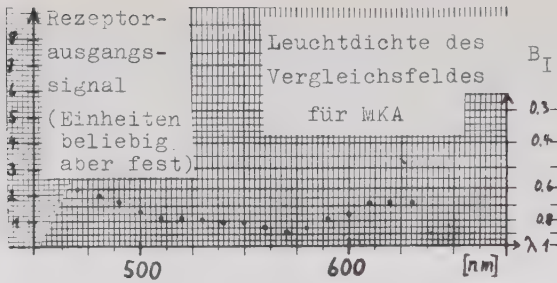


Abb. IV_{21a} Umrechnung der Daten von Kaiser, Herzberg und Boynton - Abb. IV₁₁. Kontrast k wird in Leuchtdichte des Abgleichfeldes B_I (siehe Testzeichen in Abb. IV₁₂) umgerechnet. Die logarithmische Auftragung erzeugt Rezeptorausgangssignale.

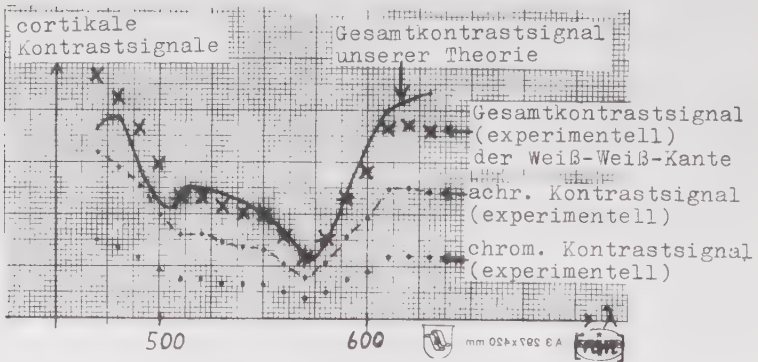


Abb. IV_{21b} Vergleich des Kontrastsignals, das aus den Messwerten der Abb. IV₁₁ berechnet wurde mit demjenigen, das unsere Theorie vorhersagt.

Achromatisches Kontrastsignal = $1,5 \cdot$ Rezeptorausgangssignal der Abb. IV_{21a}.

Chromatisches Kontrastsignal = $(1 \cdot \text{Rot-} + 1 \cdot \text{Grün-} + 1 \cdot \text{Blau-} + \frac{1}{14} \cdot \text{Gelb-Rezeptorsignal}) \cdot \text{Bewertungsfaktor } \frac{1}{2,3}$ für orts-differenz-Signale (bei Weiß-Kontrast) $\cdot$ kortikaler Bewertungsfaktor $\eta = \frac{1}{3}$.

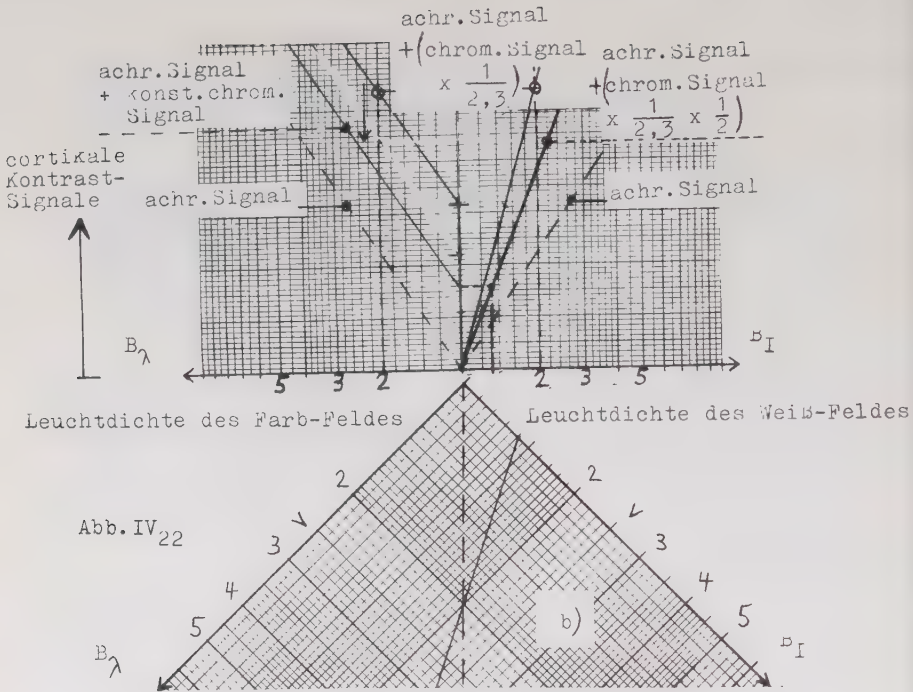
Abschnitt 3 : Ableitung von subjektiven Kontrasten -entsprechend cortikalen Signalen- , die vom Minimalkontrast abweichen

Die theoretische Ableitung der "Kantennachmisch"-daten von Kaiser, Herzberg und Boynton(1971), vgl. Abb. IV_{12a,b} erfordert die Berechnung des Kontrasts der unteren Testfeldkante (Weiß-monochromatisches Feld) und des Kontrasts der oberen "Nachmisch"-kante (Weiß-Weiß-Feld) für vom Minimalkontrast abweichende Einstellung (s. Testfeld in Abb. IV₁₂).

In Abschnitt 2 wurde gezeigt, wie sich das Kontrastsignal für einen Weiß-Weiß-Kontrast aus der objektiven Leuchtdichtedifferenz berechnet: Zum achromatischen Kontrastsignal wird das chromatische Kontrastsignal mit dem Bewertungsfaktor η addiert, s. Abb. IV₂₂. Es resultiert das Gesamtkontrastsignal für die Weiß-Weiß-kante als Funktion der Leuchtdichte B_I .

Das Kontrastsignal der unteren Feldhälfte setzt sich ebenfalls aus einem achromatischen Kontrastsignal und einem chromatischen Kontrastsignal zusammen. Ersteres ist genau so groß als Funktion von B_I wie bei der oberen Feldhälfte, vgl. Abb. IV₂₂-linke Seite. Der Verlauf des chrom. Signals erfährt durch den Farbunterschied eine entscheidende Veränderung:

Durch die Wellenlängenempfindlichkeit der Farb-Kontrast-Zellen (Typ O+F) ist beim achromatischen Abgleich schon ein Minimalkontrastsignal (vgl. Abschnitt 2) wirksam. Dieses setzt sich aus ON- und OFF- Signalen (s. Abb. IV₁₆) zusammen. Eine Änderung des Objektkontrasts (Erhöhung von B_λ) erhöht die ON-Signale etwa im selben Maße wie es die Off-Signale reduziert. Die chromatische Kontrastsumme bleibt daher annähernd konstant. Der daraus folgende Gesamtkontrast der unteren Feldhälfte ist in Abb. IV₂₂ links dargestellt. Eine Bewertung mit dem Faktor reduziert den effektiven Kontrast in der gezeichneten Weise. Trägt man die Leuchtdichte B_I (Weiß-Weiß-Kontrast) und B_λ (Weiß-Farb-Kontrast) gegeneinander auf wie bei Kaiser, Herzberg und Boynton (vgl. Abb. IV_{12a,b}), so erhält man die Funktion der Abb. IV_{22b}. Ein Vergleich dieser Funktion mit den Daten der genannten Autoren zeigt Abb. IV_{23a} für die Versuchs-

Abb. IV₂₂

Weiß-Weiß-Kontrast-Signal als Funktion der Leuchtdichte B_I : (rechte obere Hälfte der Zeichnung). Dieses Signal setzt sich aus dem achromatischen Signal (gestrichelt) und dem bewerteten chromatischen Signal zusammen. Die retinale Bewertung mit dem Faktor $\frac{1}{2,3}$ legt den Schnittpunkt von B_I und B_λ an die Stelle $B_I = B_\lambda = 2$. Der cortikale Bewertungsfaktor $\eta = \frac{1}{2}$ legt den B_I -Wert fest, der dem Minimalkontrast entspricht: $B_I = 1,3$.

Weiß-Farb-Kontrast-Signal als Funktion der Leuchtdichte B_λ : (linke obere Hälfte der Zeichnung). Dieses Signal setzt sich aus dem achromatischen Signal (gestrichelt) und dem konstanten chromatischen Signal zusammen. Letzteres ist mit dem corticalen Faktor $\eta = \frac{1}{2}$ bewertet.

- b) In der unteren Zeichnung sind den B_λ -Werten diejenigen B_I -Werte zugeordnet, die dasselbe cortikale Kontrast-signal erzeugen. Diese Funktion ist direkt mit den Daten von Kaiser, Herzberg und Boynton zu vergleichen (umgerechnet von Kontrast auf relative Leuchtdichte), s. Abb. IV_{23a,b}.

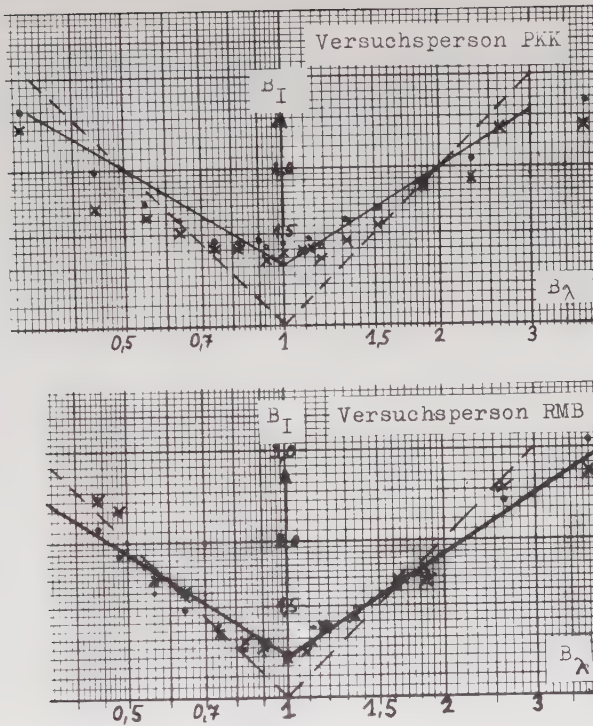


Abb. IV₂₃ Vergleich der experimentellen mit den theoretischen $B_I = f(B_\lambda)$ -Funktionen nach Abb. IV_{22b} für zwei Beobachter.

Beobachter PKK: Zur Anpassung der Theorie an das Experiment ist der retinale Schwächungsfaktor = $\frac{1}{2,3}$ gewählt worden. Der cortikale Bewertungsfaktor = $\frac{1}{2}$.

Beobachter RMB: Zur Anpassung der Theorie an das Experiment ist der retinale Schwächungsfaktor = $\frac{1}{1,66}$ gewählt worden. Der cortikale Bewertungsfaktor = $\frac{1}{3,6}$.

person PKK und Abb. IV_{23b} für die Versuchsperson RMB. Die Modellvorausagen bestätigen die Richtigkeit der Theorie.

Abschnitt 4: Heterochromatische Sehschärfe

1970 wurde von Hilz und Cavonius die Sehschärfe* an heterochromatischen Gittern gemessen. Dabei zeigte sich, daß selbst bei Helligkeitsgleichheit die Gitterstriche gut aufgelöst werden konnten, wenn nur die Wellenlängendifferenzen benachbarter Gitterstriche hinreichend groß waren. In Abb. IV₂₄ sind die Ergebnisse dargestellt. Unsere weiter unten besprochene Deutung, die auf der Existenz des Minimalkontrasts beruht (welcher ein chromatischer Kontrast ist), erzeugt einen gewissen Widerspruch zur Auffassung von Liebmann (1927) und zu den Arbeiten von Koffka und Harrower (1931) "wonach scharfe Kanten nur bei Helligkeitsunterschieden auftreten, während bei Helligkeitsgleichheit alle Formen unscharf verschwommen erscheinen". - zitiert aus Hilz und Cavonius, 1970 -.

Nach unseren Vorstellungen ist folgendes zu bemerken:

- 1) Zunächst ist der Helligkeitsbegriff zu differenzieren. Es existiert achromatische Helligkeit und chromatische Helligkeit (s. Kap. I+II). Helligkeitsgleichheit im Sinne der genannten Autoren kann nur bedeuten: achromatischer Abgleich (identisch mit Minimalkontrast-Abgleich).
- 2) Weiterhin ist zwischen Helligkeits- und Kontrast-Kanälen zu unterscheiden. Unabhängig vom achromatischen Kontrast existiert der chromatische Kontrast (vgl. dazu Abb. IV₁₆), dessen Größe im genannten Versuch nach Maßgabe des Farbhelligkeitsunterschiedes** zwischen den Gitterstrichen zu berechnen ist.

Zufällig liegen die Wellenlängen der Referenzgitterstriche bei den Versuchen von Hilz und Cavonius in der Nähe derjenigen Wellenlängen, die bei den Farbhelligkeitsberechnungen bzw. Farbhelligkeitsmessungen in Teil A dieses Kapitels als Referenz benutzt werden. Wir können daher qualitativ die

* Sehschärfe ist hier definiert als Reziprokwert der Gitterstrichbreite.

** Im Falle des MKA sind die cortikalen Farbkontraste etwa proportional zu den Differenzen der Farbhelligkeit. Intensitätsanteil und chromatische Aberration werden dabei vernachlässigt.

Funktionen der Abb. IV_{9b,c} mit den experimentellen Werten für die Sehschärfe vergleichen: Abb. IV_{24a,b}. Der qualitativ gleiche Verlauf ist deutlich sichtbar.

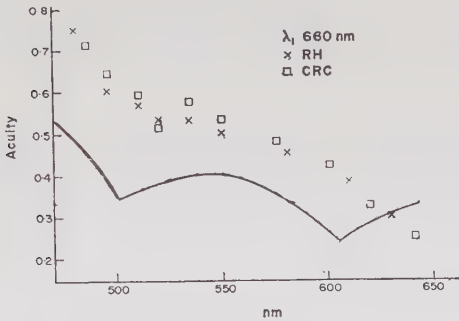


Abb. IV_{24a} Die Sehschärfe als Funktion des Wellenlängenunterschiedes. Ein Monochromator ist konstant auf 660nm eingestellt, der zweite auf die an der x-Achse angegebene Wellenlänge. (Nach Hilz und Cavonius, 1970) Die durchgezogene Funktion stellt den theoretischen Verlauf der Farbhelligkeit für 650nm Referenz dar.

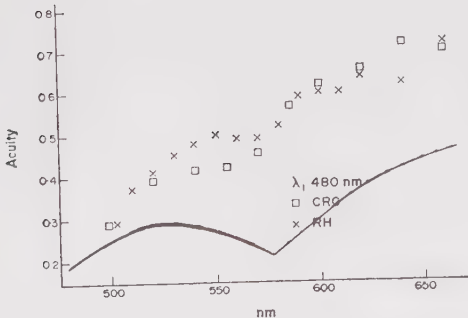


Abb. IV_{24b} Wie Abb. II_{49a}, mit einer festen Wellenlänge von 480nm. (Nach Hilz und Cavonius, 1970). Die durchgezogene Funktion stellt den theoretischen Verlauf der Farbhelligkeit für 450nm-Referenz dar. Die Kurve ist vertikal beliebig versetzt.

Kapitel V : Folgerungen aus unserem Modell - Ortsfrequenzübertragung

Einleitung

In Kapitel II wurde gezeigt, wie die Farbzellen (Typ O+F) zusammenarbeiten müssen, um Intensitätsanteile so zu eliminieren, daß Signale erhalten werden, deren Ursache allein Wellenlängendifferenzen sind.

Es stellt sich die Frage, welchen Ortsfrequenzgang die cortikale Farbsignal-Verrechnungseinheit aufweist, wenn man annimmt, daß dieser allein durch die parallelen 4 Unterkanäle bestimmt wird.

Eine Beschreibung des Systems Retina-Cortexeingang durch eine lineare Theorie ist möglich, wenn die Licht-Eingangssignale logarithmiert werden, bevor das Bipolarfilter wirksam wird (vgl. Kap. II, Abschnitt B₁). Die Annahme eines konstanten Ortsfrequenzganges cortikaler Schwellenmechanismen ist als Näherung möglich, wenn die Reizverteilung sinusförmig ist (vgl. Einführung eines Mehrkanalmodells von Sachs, Nachmias und Robson, 1971 für die achromatische Schwellenübertragung komplexer Gitter).

Unter diesen Voraussetzungen ist es möglich, die Impulsreaktionsfunktion der 4 Unterkanäle additiv zu verrechnen, um die Impulsantwort des Gesamtsystems (1 Farbkanal) zu bekommen. Wir erhalten das Ergebnis, daß in jedem Fall der Bandpasscharakter der Intensitätsanteile vollständig eliminiert wird: Das Verhalten des vollständigen Farbkanals wird durch 2 sich gleichartig überlagernde Tiefpässe gekennzeichnet - in Übereinstimmung mit experimentellen Daten von Horst (1969). Bei Eingangssignalen, die die Ganglienzellen voll aussteuern, treten nichtlineare Begrenzungen der Ausgangssignale auf. Das lineare Konzept muß modifiziert werden. Wir diskutieren an einem Beispiel die Wirkung dieser Nichtlinearität; sie bildet die Grundlage für den Bezold-Brücke-Effekt (wir sahen dies schon in Kapitel III). Da die Wirkung der Nichtlinearität von der Struktur des Rezeptiven Feldes abhängt, liegt hier die Grundlage für die Ortsfrequenzabhängigkeit des Bezold-

Brücke-Effektes (die wir jedoch nicht mehr explizit behandeln).

Eine spezielle Modellfolgerung ist die von Green und Fast (1971) gefundene Ortsfrequenzverdoppelung bei heterochromatischen Leuchtdichtemustern. Wir leiten das Phänomen halbquantitativ in Abschnitt 2 aus unserem Modell ab.

Abschnitt 1 : Chromatische Ortsfrequenzübertragung -Eliminierung der Intensitätskomponente

In Kap.II B stellten wir für die Erzeugung von Farbton aus physiologisch existierenden Signalen das Verrechnungsschema der Abb.II₃ auf. Nachdem Farbhelligkeit ebenfalls aus diesem Schema abgeleitet werden konnte, zeigen wir jetzt, daß die resultierenden Modell -Ortsfrequenz -Übertragungseigenschaften prinzipiell die experimentellen Ergebnisse* darstellen können. Das ist ein weiterer, sehr wichtiger Beweis für die Richtigkeit der Modellverschaltung.

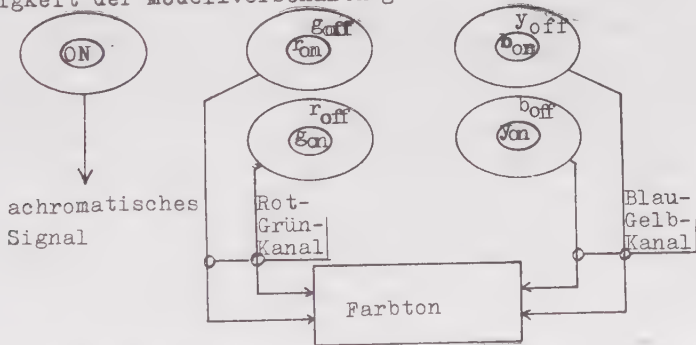


Abb.V₁ Die achromatische Ortsfrequenzübertragung ist einkanalig, während die chromatische Übertragung aus 2 parallelen simultan arbeitenden Rot/Grün — Blau/Gelb Kanälen besteht. (Die Off-Unterkanäle sind der Einfachheit halber weggelassen).

* Horst(1969) mißt Tiefpassverhalten bei der Übertragung chromatischer Differenzen. Mach-Bänder, die an Bandpassübertragung gekoppelt zu sein scheinen, sind nicht zu erzeugen (Horst und Bouman, 1967).

Das chromatische Übertragungssystem besteht -im Gegensatz zum achromatischen System- aus jeweils 4 Unterkanälen für den Rot/Grün -Kanal und den Blau/Gelb -Kanal, vgl. Abb. II₃. Es stellt sich die Frage, in welcher Art und Weise sich der Frequenzgang der Größe 'Farbton' aus den Frequenzgängen der Unterkanäle zusammensetzt.

Wir geben die Antwort am Beispiel der Wellenlängen- Differenzenübertragung durch die Rot/Grün -Kanäle.

Bevor wir auf den allgemeinen Fall -das Zusammenwirken aller 4 Unterkanäle- eingehen, diskutieren wir 2 Spezialfälle, um die Grenzen der Anwendbarkeit linearer Systemtheorie bei der Übertragung Retina - Cortex zu erkennen:

Fall 1 :

a) Reizung

Wir nehmen eine Reizung an, die derartig ist, daß die G_{on} - und die R_{on} - Zellen aktiv sind, während die G_{off} - und die R_{off} - Zellen gehemmt werden: Abb. V_{2a}. Wie aus der Skizze ersichtlich, ist die Reizwellenlänge Gelb: λ_Y .

Es findet ein Intensitätssprung $I_0 \longrightarrow I_0 + \Delta I$ statt -ohne daß die Wellenlänge geändert wird. Hierdurch wird kein Signalanteil, der von unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten herrührt, erzeugt. Die Antwort ist eine reine Intensitätsantwort.

b) Impulsreaktion

Abb. V_{2b} zeigt die Impulsreaktionen der aktiven Zellen. Diese sind identisch. Da sie mit umgekehrten Vorzeichen parallel geschaltet sind, kompensieren sie sich vollständig; die resultierende Gesamtimpulsreaktion ist identisch gleich Null.

c) Frequenzgang

Aus den IR -Funktionen Abb. V_{2b} können wir durch Fouriertransformation die Frequenzgänge berechnen. Die IR-Gaußfunktionen werden im Frequenzbereich in Gaußfunktionen mit reziproker Breite transformiert. Man sieht, daß die Überlagerung der Zentrums- mit den Peripheriefrequenzgängen einen Bandpass für den Einzelkanal ergibt -wie im achromatischen Fall. Durch die

Rezeptor-
ausgangs-
signal

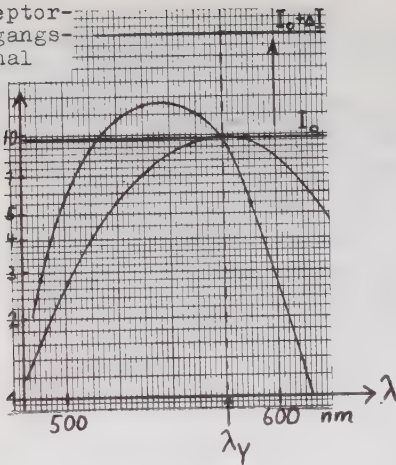


Abb. V_{2a} Rezeptorsignal durch Intensitätssprung
 $I_0 \rightarrow I_0 + \Delta I$.
 Reizung mit der Wellenlänge λ_Y erzeugt in der Bipolarzelle keinen Differenzsignalanteil, der von unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten der Eingangszapfen herrührt.

IR-Antwort
(Bipolar-
eingangs-
potential)

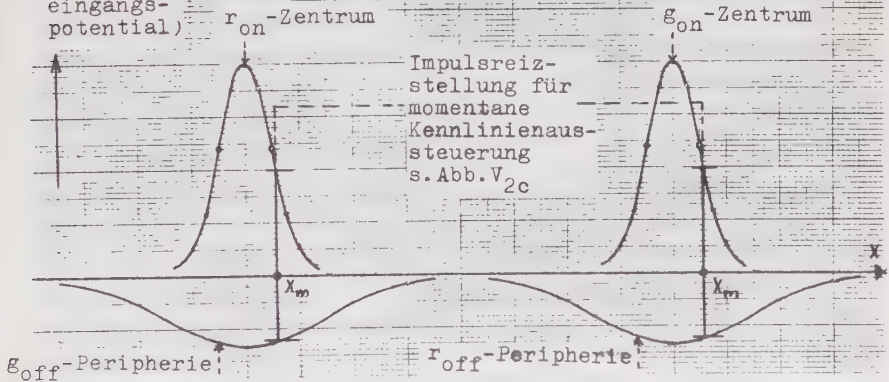


Abb. V_{2b} Impulsreaktionsfunktionen einer r_{on} - und g_{on} -Farbzelle (normiert). Reizwellenlänge = λ_Y . Intensitätssprung $I_0 \rightarrow I_0 + \Delta I$.

Die Subtraktion beider Impulsreaktionsfunktionen ergibt die Summe, die identisch gleich Null ist. Die Einzelfrequenzgänge zeigen Bandpasscharakter; Der Gesamtfrequenzgang beider Zellen -subtraktiv parallelgeschaltet- ist identisch gleich Null.

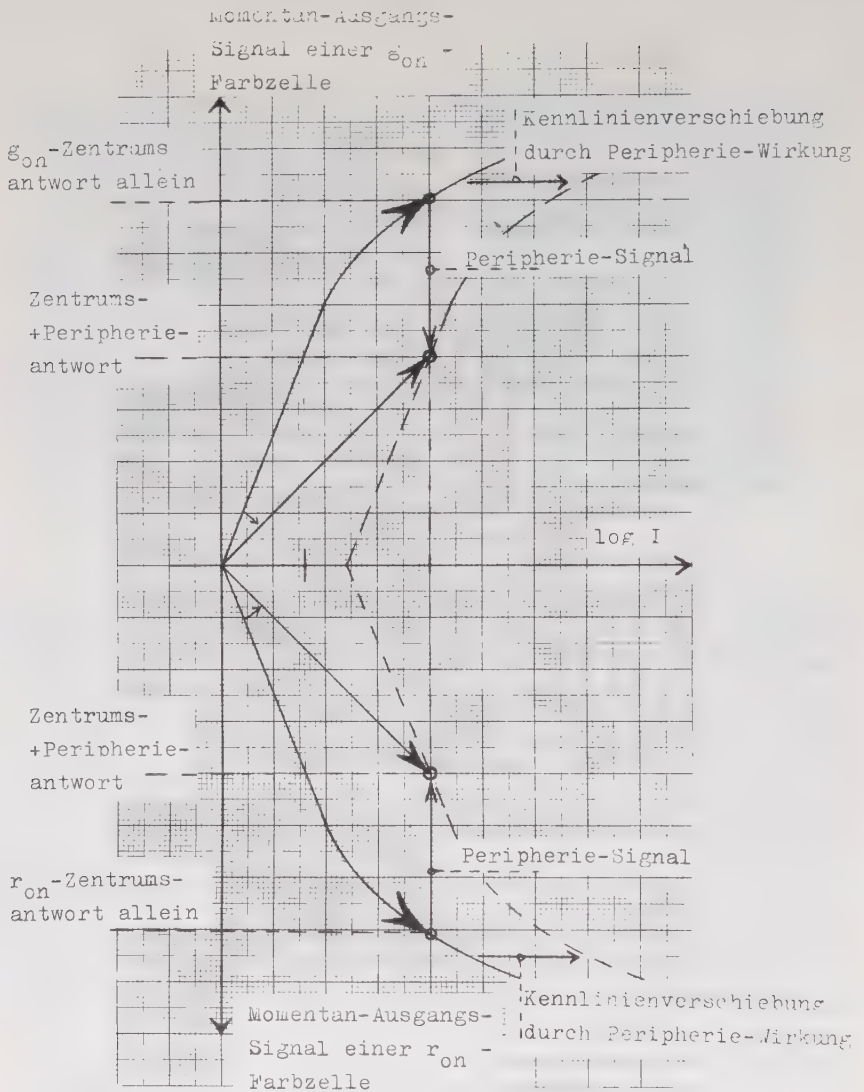


Abb.V_{2c} Aussteuerung der Kennlinien parallel arbeitender Farbzellen. Gereizt wird mit einem Impuls an der Ortskoordinate X_m , s. Abb.V_{2b}. Beide Zellen werden symmetrisch angesteuert, da die Reizung bei λ_y kein Farbsignal erzeugt, s. Abb.V_{2a}. Durch die Farbverrechnung werden beide Antworten subtrahiert: Die Gesamtantwort ist also identisch gleich Null.

Parallelschaltung beider Kanäle resultiert im Frequenzbereich ebenfalls: Gesamtfrequenzgang für Intensitätssprünge identisch gleich Null.

d) Aussteuerung der Kennlinie

Zur vollständigen Beschreibung des Systems gehört die Angabe der Kennlinien. Die Momentansignale an der Stelle X_m der IR-Funktion werden durch Aussteuerung der Zellkennlinien nach Abb. V_{20} erzeugt. Es wird angenommen, daß bei der Ruheintensität I_0 die Arbeitspunkte sich im Nullpunkt der Kennlinie befinden.

Man sieht aus dem Kennlinienbild Folgendes: Bei wachsendem Zentrumssignal tritt eine Übersteuerung ein; die Zellantwort wird (nichtlinear) begrenzt. Trotzdem ist die Gesamt-IR-Funktion Null, solange nur die nichtlineare Verzerrung für die sich parallel kompensierenden Zellsignale gleich ist.

Wir fassen zusammen:

Durch geeignetes Zusammenwirken parallel übertragener Zellsignale in den kortikalen Farbverrechnungseinheiten kann eine Intensitätsantwort in den Farbumterkanälen eliminiert werden. Dies funktioniert im allgemeinen nur, wenn die Kennlinien im linearen Bereich ausgesteuert werden. Ein Spezialfall tritt bei den Reinen (nicht bei den Invarianten-) Farben auf (im obigen Beispiel Gelb); da die Signalverzerrung durch Kennlinienkrümmung für die sich kompensierenden Intensitätsantworten gleich ist, wird hier auch bei Übersteuerung eine vollständige Eliminierung von Intensitätsantworten möglich.

Fall 2 :

a) Reizung

Wir nehmen eine Reizung an, die wie im Fall 1 die G_{on} - und die R_{on} -Zellen aktiviert und die die G_{off} - und die R_{off} -Zellen hemmt, s. Abb. V_{3a} . Zusätzlich zum Intensitätssprung $I_0 \rightarrow I_0 + \Delta I$ wird ein Wellenlängensprung $\lambda_Y \rightarrow \lambda_g$ vorgegeben, der die Rezeptorantworten in der gezeichneten Weise moduliert. Dadurch wird zusätzlich zur Intensitätsantwort der Ganglienzellen eine Wellenlängen-

differenzantwort erzeugt.

b) Impulsreaktion

Die Impulsreaktionen für den Intensitätssprung $I_0 \rightarrow I_0 + \Delta I$ werden gemäß Abb. V_{3a} durch den zusätzlichen Wellenlängensprung moduliert. Durch die Parallelschaltung werden wie im ersten Fall die Intensitätsanteile eliminiert. Es bleibt die Wellenlängen - Impulsreaktion der Abb. V_{3b} übrig. Sie besteht aus der Überlagerung der Differenzen, die durch die Wellenlängen-Modulation von Zentrums- und Peripherie-Impulsreaktionen entstanden sind.

Man sieht, das im Gegensatz zur Intensitäts-IR die chromatische IR aus 2 Impulsreaktionen besteht, die mit gleichem Vorzeichen summiert werden.

c) Frequenzgang

Der Frequenzgang der rein chromatischen IR -Funktion der cortikalen Farbverrechnungseinheit besteht aus der Summe der Fouriertransformierten der beiden Gaußfunktionen der Abb. V_{3b}. Wegen der Gleichheit der Vorzeichen überlagern sich also 2 Tiefpässe zu einem Gesamttiefpass.

d) Aussteuerung der Kennlinie

Die Membransignale an der Stelle X_m der IR -Funktion der Abb. V_{3b} werden durch Aussteuerung der Zellkennlinien nach Abb. V_{3c} erzeugt. Die Ruheintensität I_0 erzeugt die Ruhelage der Arbeitspunkte im Nullpunkt.

Man sieht, daß in diesem Fall die Aussteuerung der Kennlinien der parallel übertragenden Zellen nicht länger symmetrisch ist. Bei weiterer Erhöhung des Intensitätssprunges bei festem Wellenlängensprung geht die Zelle G_{on} eher in die Sättigung als die Zelle R_{on} . Dadurch ändert sich das resultierende cortikale Farbsignal mit der Intensitätsdifferenz ΔI . Der Ortsfrequenzeinfluß dieser Nicht-linearität wird durch das Bandpassverhalten einer reinen Intensitätsantwort bestimmt. Für festgehaltene Ortsfrequenz ist das Phänomen mit dem Bezold-Brücke-Effekt identisch (vgl. Kap. II B₄).

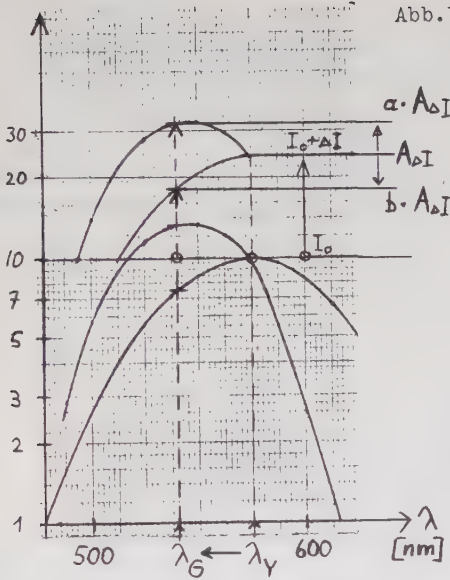


Abb. V_{3a} Rezeptorsignal durch Intensitätssprung $I_0 \rightarrow I_0 + \Delta I$ und Wellenlängensprung $\lambda_Y \rightarrow \lambda_G$. Die reine Intensitätsantwort der Abb. V_{2a} wird mit den Faktoren b - für die Rot-Rezeptoren- und a - für die Grün-Rezeptoren moduliert.

$$\alpha = 1,33$$

$$b = 0,675$$

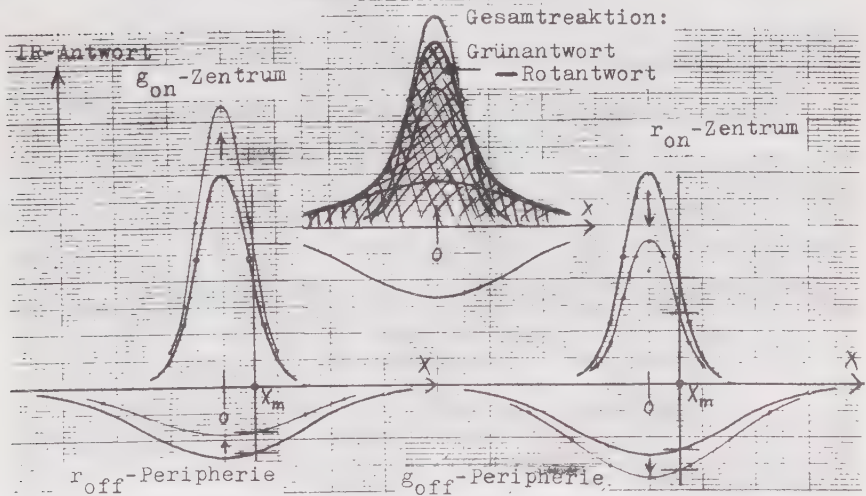


Abb. V_{3b} Impulsreaktionsfunktion einer r_{on} - und g_{on} -Farbzelle als Antwort auf einen Intensitäts- und Wellenlängensprung, s. Abb. V_{3a}. Die resultierende Gesamtimpulsreaktionsfunktion ist nicht länger identisch gleich Null, sondern setzt sich aus 2 Differenz-Gaußkurven mit gleichem Vorzeichen zusammen.

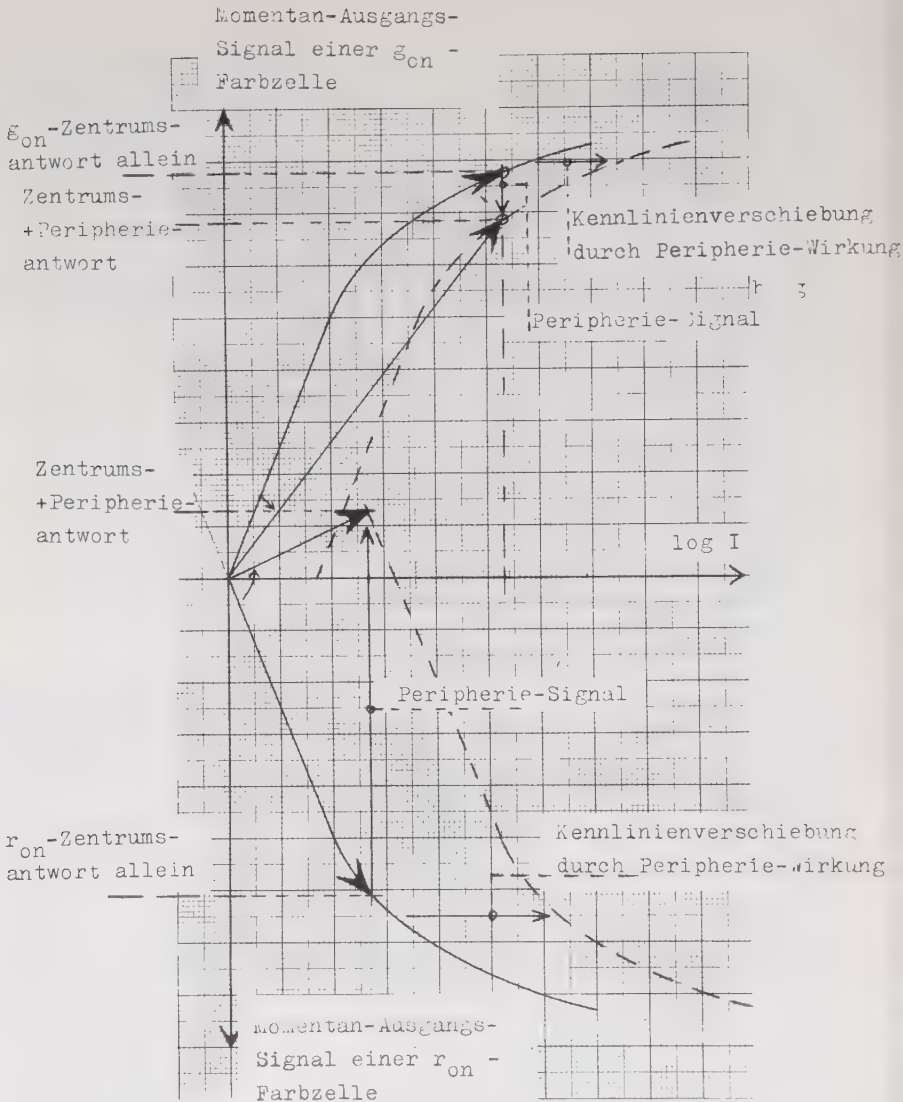


Abb.V_{3c} Aussteuerung der Kennlinien parallel arbeitender Farbzellen. Gereizt wird mit einem Impuls an der Ortskoordinate K_m , nach Abb.V_{3b}. beide Zellen werden unsymmetrisch angesteuert, da neben der Intensitätsantwort durch den Wellenlängenimpuls auch eine Farbantwort hervorgerufen wird. Die Gesamtantwort ist also $\neq$ Null.

Allgemeiner Fall :

Bei beliebigen Wellenlängen- und Intensitätssprüngen arbeiten alle 4 Unterkanäle zusammen.

Wir zeigen im Folgenden, daß auch dann die Ausgangsgröße der einzelnen Farbtonverrechnungseinheit intensitätsinvariant ist und daß die resultierende Farb-IR-Funktion sich allein aus den Orts-Verteilungen der Rezeptorempfindlichkeitsdifferenzen wie im Fall der Abb. V_{3b} herleitet.

Zur Vereinfachung führen wir folgende Nomenklatur ein:

Normierte Zentrums-IR-Funktion

$$+ \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2 \cdot 1^2}}$$

Amplitude Verteilung
+A Z(x)

Die logarithmierte Wellenlängenempfindlichkeit der Zapfen
ändere die Amplitude um den Faktor

$$\pi_i(\lambda) := \log r(\lambda), \log g(\lambda), \log b(\lambda) \quad \log \text{Sehstoff-empfindlichkeiten}$$

i=1 i=2 i=3

Daraus ergibt sich die Wellenlängen-Empfindlichkeits-
modulierte Zentrums-IR-Funktion:

$$+ A \cdot \pi_i(\lambda) \cdot Z(x)$$

Eine Intensitätsänderung um einen bestimmten Faktor a resultiert in einer Addition (wegen der Eingangs-log-Transformation) eines Summanden $\pm \Delta$ zu dem logarithmierten Wellenlängensignal:

$$\pi_i(\lambda) \longrightarrow (\pi_i(\lambda) \pm \Delta)$$

Das Ergebnis ist die Intensitäts- und Wellenlängen-Empfindlichkeits-modulierte IR-Funktion des Feldzentrums:

$$(Z) + A (\pi_i(\lambda) \pm \Delta) \cdot Z(x)$$

Dasselbe gilt für die Peripherie:

Die normierte Peripherie -IR- Funktion ist:

$$- \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2}} \cdot \text{Verteilung} \cdot P(x)$$

Amplitude

-B

Die logarithmierte Wellenlängenempfindlichkeit (spektrales Einheitssignal) der Zapfen ändert die Amplitude um den Faktor:

$$\pi_i(\lambda) := \log r(\lambda), \log g(\lambda), \log b(\lambda) \quad \log \text{Sehstoff-empfindlichkeiten}$$

i=1 i=2 i=3

Daraus ergibt sich die Wellenlängen -Empfindlichkeits-modulierte Peripherie -IR- Funktion:

$$- B \cdot \pi_i(\lambda) \cdot P(x)$$

Eine Intensitätserhöhung um einen bestimmten Faktor a resultiert in einer Addition (wegen der Eingangs -log- Transformation) eines Summanden $\pm \Delta$ zu dem logarithmierten Wellenlängensignal:

$$\pi_i(\lambda) \longrightarrow (\pi_i(\lambda) \pm \Delta)$$

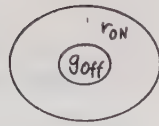
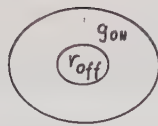
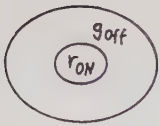
Das Ergebnis ist die Intensitäts- und Wellenlängen-Empfindlichkeits -modulierte IR-Funktion der Feldperipherie:

$$(P) \quad - B (\pi_i(\lambda) \pm \Delta) \cdot P(x)$$

Es ist zu zeigen, daß bei allen möglichen kortikalen Verrechnungen der 4 Zellsignale untereinander der Intensitätsanteil $\pm \Delta$ der Formeln (Z) und (P) eliminiert wird.

Dazu betrachten wir die möglichen Signalkombinationen:

s.nächste Seite $\longrightarrow$



Übertragen werden nur Signale ≥ 0 . Wegen Informationseindeutigkeit führten wir in Kap. II das Prinzip der reziproken Hemmung ein. Danach sind nur folgende Kombinationen möglich:

entweder $\longleftrightarrow$ oder
entweder $\longleftrightarrow$ oder

Für das cortikale Rot-Signal gelten die Vorzeichen :

+

-

-

+

Damit ergeben sich folgende Kombinationen:

$$r_{on} > 0 \longleftrightarrow g_{on} > 0$$

$$+A[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x) \quad -A[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$-B[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x) \quad +B[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

$$r_{on} > 0 \longleftrightarrow g_{off} > 0$$

$$+A[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$-A[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$-B[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

$$+B[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

$$g_{on} > 0 \longleftrightarrow r_{off} > 0$$

$$-A[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$+A[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$+B[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

$$-B[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

$$r_{off} > 0 \longleftrightarrow g_{off} > 0$$

$$+A[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$-A[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot Z(x)$$

$$-B[\log g(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

$$+B[\log r(\lambda) \pm \Delta] \cdot P(x)$$

In jedem der genannten 4 Übertragungsfälle ist die Summe aller Impulsreaktionsfunktionen gleich dem folgenden Ausdruck:

$$A [\log r(\lambda) - \log g(\lambda)] \cdot Z(x) \\ + B [\log r(\lambda) - \log g(\lambda)] \cdot P(x)$$

Man erkennt, daß die resultierenden Summen den Intensitätsanteil $\pm \Delta$ nicht mehr enthalten. Die Amplitude der Zentrums-IR-Gesamtfunktion ist die Differenz der log-Zapfenempfindlichkeiten -also die Differenz der Zapfenausgangssignale bei Einheitsenergie des Reizes. Die Amplitude der Peripherie -IR-Gesamtfunktion zeigt dieselben Abhängigkeiten; sie ist ebenso wie die Zentrums -IR- Funktion positiv.

Damit ist gezeigt, daß die Gesamtstruktur, Abb.III₃, die Farbton erzeugt, unter den allgemeinsten Bedingungen die Eliminierung von Intensitätssignalen -im linearen Membranaussteuerbereich- leistet und daß in jedem Fall ein Gesamttiefpassverhalten für die Farbsignale resultiert.

Abschnitt 2 : Ortsmusterübertragung der Grundgröße Helligkeit - am Beispiel heterochromatischer Gitter

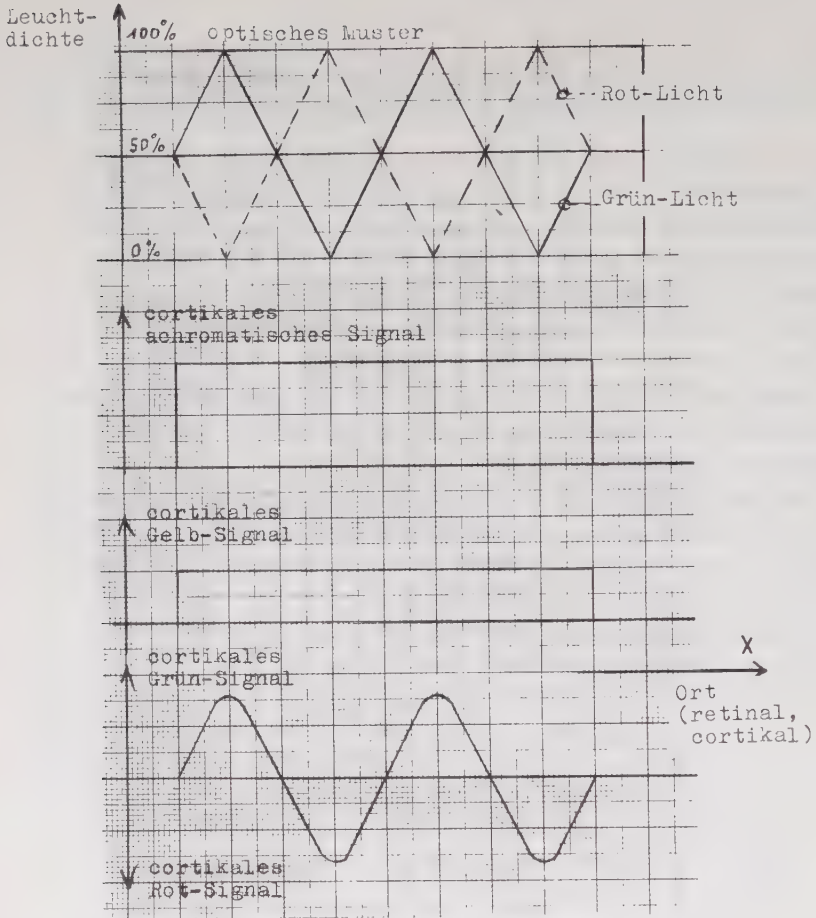
Bei der Beschreibung der Ortsfrequenzübertragung durch den achromatischen Kanal allein liegt nur eine Teilbeschreibung der Übertragung von Helligkeitsmustern vor, da der Farbhelligkeitsanteil nicht erfaßt ist. Daher wird nur die Übertragung von Mustern mit reinen Intensitätsunterschieden ohne Wellenlängenunterschiede beschrieben. Wenn man gleichzeitig Wellenlängenunterschiede der Muster zuläßt, wird die resultierende Gesamthelligkeitsverteilung nach unseren Modellvorstellungen zusätzlich von den unterschiedlichen Farbhelligkeiten der Lichter moduliert.

Das ist schematisch in Abb.V₅ erläutert. Das optische Muster, das aus einer Überlagerung zweier um 90° phasenverschobener Gitter unterschiedlicher Wellenlänge besteht, erzeugt nach retinaler Ortsfrequenzfilterung in cortikalen Schichten unseres Modells verschiedene Muster:

- a) Die achromatische Schicht enthält ein konstantes Signal, da das Muster keine Leuchtdichtemodulation aufweist.
- b) Die Blau/Gelb -Schicht enthält ein konstantes Gelb-Signal, da das Muster nur einen konstanten Gelb -Anteil erzeugt.
- c) In der Rot/Grün -Schicht wird ein modulierte Muster erzeugt. Die Größe der Modulation hängt von der Rot-Grün-Signaldifferenz für die verwendeten Wellenlängen und von der Ortsfrequenz des Musters ab.
- d) Die Gesamthelligkeit setzt sich aus der absoluten Farbsignal -Summe und dem Signal der achromatischen Schicht zusammen.

Wir sehen, das als Resultat der Modellverschaltung ein Helligkeitsmuster mit der doppelten Ortsfrequenz des Leuchtdichte-eingangsmusters entsteht.

Diese Voraussage wird von Experimenten von Green und Fast (1971) bestätigt.



cortikales Gesamthelligkeitssignal =
Farbhelligkeitssignal + achromatisches Signal

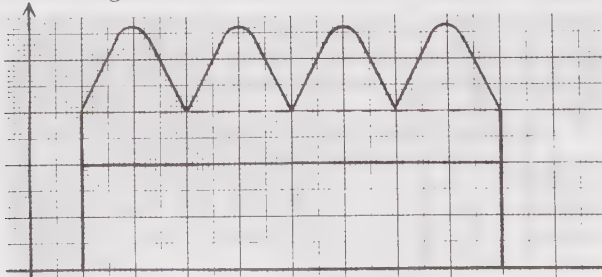


Abb.V₅ Frequenzverdopplung der Gesamthelligkeit bei heterochromatischen Gittern durch Gleichrichtung des Farbhelligkeitsbeitrages

Die wesentliche quantitative Voraussetzung bilden die 3 Fundamental-Empfindlichkeitskurven, die in Kap.III eingeführt wurden, vgl.Abb.III_{1,2}. Außerdem wurden verschiedene Gewichtungsfaktoren bei der schnellen Adaptation (s.Abschnitt II C₄) und bei der cortikalen Signalverrechnung (s.Kap.IV, S.129) benützt.

Alle Voraussetzungen genügen der Forderung, daß sie keine Widersprüche zu (elektro-)physiologischen Ergebnissen erzeugen. Die qualitativen Modellstrukturen sind in strenger Analogie zu physiologischen Strukturen aufgebaut -soweit die entsprechenden elektrophysiologischen Daten gesichert erschienen.

Die genannten Voraussetzungen ermöglichten es, wesentliche experimentelle Daten -insbesondere die eigenen Meßdaten bzw. der Farbhelligkeit- vorauszusagen. Die relativ gute Übereinstimmung von Theorie und Experiment konnte erzielt werden, ohne daß für jede Reizsituation neue Prinzipien angewendet werden mußten; die Zahl der frei wählbaren Parameter (denen in jedem Fall ein vernünftiger "System"-Sinn zugrunde liegt), ist klein und die Empfindlichkeit der theoretischen Funktionen gegen kleine Parametervariationen ist gering. Die in diesem Sinne von unserer Theorie voraussagbaren Ergebnisse sind folgende:

A) Zur Farbtonübertragung

1.Die Farbmischdaten von Wright.

Diese werden allein aus den FE-Kurven abgeleitet. Eine Verbesserung der Übereinstimmung von theoretischen und experimentellen Werten ist durch Berücksichtigung der schnellen Rezeptoradaptation möglich.

2.Die Daten der Kompensationsmessungen von Jameson und Hurvich.

Diese Versuche -interpretiert nach unserem Modell- eliminieren die Wirkung von Systemnichtlinearitäten : Adaptation und Signalbegrenzung.

3.Die Lage der Reinen Farben.

In diesem Zusammenhang verlangt unser Modell eine neue Differenzierung: Reine Farben sind cortikalen Ursprungs, Invariante Farben werden dagegen durch die Adaptationseigenschaften der Rezeptoren bestimmt.

4. Der Bezold-Brücke-Effekt

Dieser ist nach unserem Modell eine Folge der Signalgrenzung in den einzelnen chromatischen Unterkanälen. Er hängt ab von der Signaldifferenz der (Farb-) Rezeptoren (und damit von den FE-Kurven) und der speziellen Form der nichtlinearen Ganglienzellkennlinie.

5. Die spektrale Farbtonunterscheidungsfunktion (als 1. Näherung).

Sie ergibt sich aus den Änderungen der kortikalen Farbsignale der gleichzeitig übertragenden Farbkanäle. Entscheidende Voraussetzungen sind die FE-Kurven und die Logarithmierung der Rezeptorsignale.

6. Die tiefpassartige Ortsfrequenzübertragung von Farbtongittern.

Der Tiefpasscharakter folgt aus der Parallelschaltung von Signalen mit Bandpasscharakter und umgekehrtem Vorzeichen: Die bandpasserzeugende niederfrequente Dämpfung wird durch Subtraktion kompensiert.

B) Zur Helligkeitsübertragung

7. Die Farbhelligkeitswerte (gemessen in Kap.I) bezogen auf Flicker-Abgleich.

Die quantitative Voraussage erfordert die Berücksichtigung von Farbadaptation durch Sehstoff-Konzentrationsänderung und schneller neuronaler Adaptation.

8. Die Farbhelligkeitswerte (gemessen in Kap.I) bezogen auf Minimal-Kontrast-Abgleich.

Die quantitative Voraussage ist wie bei 7. unter Berücksichtigung von Farbadaptation möglich.

9. Die Ortsfrequenzverdopplung der Helligkeitswahrnehmung bei heterochromatischen Gittern (halbquantitativ).

Die Existenz der Farbhelligkeit ermöglicht dieses Phänomen: Bei konstantem achromatischen Helligkeitssignal ist eine Modulation der Gesamthelligkeit durch den Farbhelligkeitsanteil möglich.

10. Übertragung von Negativkontrasten

Durch eine spezielle Arbeitspunktsteuerung der beiden Zweige eines Übertragungs-Gegentaktsystems (durch reziproke Hemmung von ON- und Off-Systemen, denselben retinalen Ort repräsentierend) ist die Ableitung der Koenderinkschen Meßdaten aus unserem Modell möglich. Wesentlich ist die Wirkung der Umgebung des Rezeptiven Bipolar-Feldes, die als Kennlinienverschiebung angesehen werden kann.

(Die Beschreibung dieser Ableitung erfolgt in einer Schrift, die neben dieser Arbeit verfaßt wurde)

C) Zur Kontrastübertragung

11. Minimal-Kontrast als Funktion der Wellenlänge

Diese Funktion kann aus unseren FE-Kurven in Verbindung mit paralleler Kontrastauswertung im Cortex abgeleitet werden.

12. Kontrastübertragung von Kontrasten (heterochromatisch), die vom Minimalkontrast verschieden sind.

Die entsprechenden Funktionen werden wie unter 10. abgeleitet. Entscheidend ist, daß die retinalen Farbzellen nicht nur auf Wellenlängendifferenzen, sondern auch auf Intensitätsdifferenzen reagieren. Diese Signale werden von dem chromatischen (Modell-) Kontrastanalysator ausgewertet.

Man sieht, daß sehr differenzierte Ergebnisse aus den verschiedensten Gebieten der Psychophysik durch ein relativ einfaches Modell beschrieben werden können. Wir werten dieses als den Erfolg der hier konsequent angewendeten Synthesemethode, die nicht an Informationen aus der Neurophysiologie vorbeigeht, sondern diese als Leitfaden ganz wesentlich benutzt.

Teil B : Ausblick

Abschnitt 1 : Modellsättigung

Bei Betrachtung der unter A) aufgeführten Vorhersageleistungen fällt auf, daß die 3. Wahrnehmungsgrundgröße: Sättigung neben Farbton und Helligkeit in unserem Modell noch fehlt. Erste Überlegungen zeigen, daß man sich die cortikale (es gibt kein retinales Sättigungssignal!) Erzeugung der Sättigungswahrnehmung analog zur Farbtonwahrnehmung aufgebaut denken kann. Letztere wird durch Vergleich zweier gleichzeitig vorhandener Farbtöne erzeugt. Ebenso kann die Sättigungswahrnehmung gedacht werden als Resultat eines cortikalen Vergleiches der Farbhelligkeit eines Reizes und seiner achromatischen Helligkeit, s. Abb. VI₂.

Mit dieser Ergänzung ist der cortikale Farbraum um die noch fehlende 3. Dimension vervollständigt. Mit der Annahme einfacher Schwellendetektoren ist es nun möglich, ein Modell-linienelement im Farbraum als 1. Näherung anzugeben.*

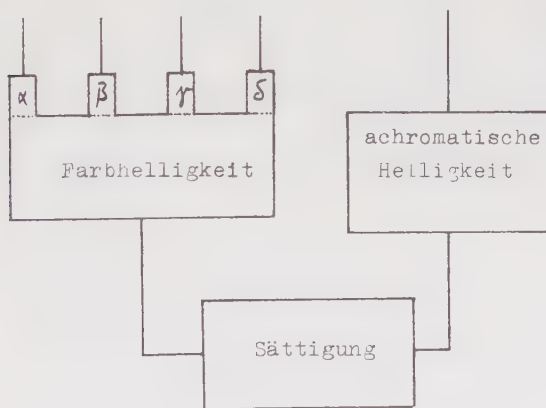


Abb. VI₂ Modellsättigung entsteht durch cortikalen Vergleich der Farbhelligkeitssignale mit den achromatischen Helligkeitssignalen. Bei konstantem achromatischem Signal nimmt die Sättigung mit wachsendem Farbhelligkeitssignal zu.

* Die Ausführung ist folgenden Arbeiten vorbehalten.

Abschnitt 2 : Farbenfehlsichtigkeiten

Aus unserer Modellstruktur ergibt sich außerdem eine Beschreibung der Farbenfehlsichtigkeiten. Grundsätzliche Eigenschaften der 3 Hauptfarbenfehlsichtigkeiten, der Protanopie, der Deuteranopie und der Tritanopie (Tetartanopie) sind direkt aus unserem Modell abzuleiten: Die Neutralpunkte der genannten Fehlsichtigkeiten liegen an den richtigen Stellen, wenn wir folgendes annehmen:

- a) Protanopie entsteht durch Verlust des Rot-Sehpigments.
Der Blau- und der Grün-Rezeptor sind antagonistisch verschaltet. Der Protanope sieht Blau oder Gelb. Der Modellneutralpunkt liegt bei 494 nm. (Literaturangaben: 490nm - Hassenstein, $492,3 \pm 3,7$ nm - Trendelenburg).
- b) Deuteranopie (TypI) entsteht durch Verlust des Grünrezeptors. Der Blau- und der Rot-Rezeptor sind antagonistisch verschaltet. Dieser Deuteranope sieht Blau oder Gelb wie der Protanope. Der Modell-Neutralpunkt liegt wie beim Normalsichtigen bei 500 nm. (Literaturangaben: 500 nm - Hassenstein, $498,4 \pm 5,8$ nm - Trendelenburg).
- c) Tritanopie tritt in 2 Formen auf:
 1. Die sehr seltene Tetartanopie entsteht durch Verlust des Blau-Rezeptors. Der Grün- und der Rot-Rezeptor sind antagonistisch verschaltet. Es entstehen 2 Modell-Neutralpunkte bei 465 nm und bei 575 nm. Der Tetartanope sieht Rot oder Grün.
 2. Die angeborene Tritanopie entsteht durch Verlust des Blau-Sehstoffes. Dadurch fällt einerseits der Blau-Rezeptor aus und andererseits fehlt die kurzwellige Empfindlichkeit des Rot-Rezeptors, der nach unserer Vorstellung 2 Pigmente enthält: Rot-Pigment und Blau-Pigment. Der Grün- und der modifizierte Rot-Rezeptor sind antagonistisch verschaltet. Der Tritanope sieht Rot oder Grün. Es existiert nur 1 Modellneutralpunkt, der etwas unterhalb von 575 nm liegt, da wegen des modifizierten Rot-Rezeptors ein anderes Neutral-Gleichgewicht erzeugt wird. Diese Abweichung des Tritanopen-

neutralpunktes von der Lage des Reinen Gelb beim Normalsichtigen ist in bester Übereinstimmung mit Literaturdaten. (Shepard gibt an: 565 nm).

Eine weitergehende Analyse muß folgenden Arbeiten vorbehalten werden. Man sieht allerdings schon durch die groben Abschätzungen, daß unser Modell auch Sonderfälle des Farbensehens ohne widersprüche erklären kann. Damit gewinnen wir eine weitere sehr starke Stütze für unsere Vorstellungen.

Abschnitt 3 : Übertragung von zeitabhängigen Signalen durch das visuelle System.

Für eine weitere Klasse von experimentellen Ergebnissen - die wir bisher ausgeklammert haben- ergeben sich durch unser Modell neue Erklärungsmöglichkeiten: Für die Übertragung von Reizen, die sich in Abhängigkeit von der Zeit (und vom Ort -wie schon beschrieben) ändern. Die Ausweitung der Modellvorstellungen auf den Zeitbereich läßt sich in den wesentlichen Punkten folgendermaßen umreißen:

I. Achromatische Signale

1. Die Rezeptor-Zeitsignal-Übertragung wird durch einen Zeit-Tiefpass beschrieben, dessen Grenzfrequenz mit sinkendem Lichtpegel (Adaptationszustand) zurückgeht (s. Abb. VI_{3a}).
2. Die folgende Bipolarübertragung ändert die Rezeptorcharakteristik ganz wesentlich:
 - a) Der Feldzentrumseingang hat wiederum die Charakteristik der Rezeptoren.
 - b) Parallel wirkt über die Horizontalzellen das laterale Signal. Dieses besitzt gegenüber dem Zentrumssignal eine Laufzeitverzögerung und eine zusätzliche Dämpfung, s. Abb. VI_{3b}.

Das Resultat ist ein Zeit-Bandpass der Bipolarausgangssignale. Diese Signale werden im wesentlichen unverfälscht in den Cortex übertragen. Lediglich die Amplitudenbegrenzung durch die Ganglienzellen spielt bei großen Signaldifferenzen eine Rolle.

3. Die corticalen Verarbeitungsmechanismen für achromatische Signale müssen keine parallelen Signale verrechnen: daher besitzt der achromatische Flickerdetektor die höchste Zeitauflösung. Diese ist etwa auf das Zeitverhalten der empfangenen (afferenten) Signale abgestimmt. Außer einer Zuordnung von Zeitgliedern zu elektrophysiologischen Strukturen ergeben die Punkte 1-3 nichts Neues. Die Anwendung der genannten Strukturen auf die zeitliche Farbsignal-

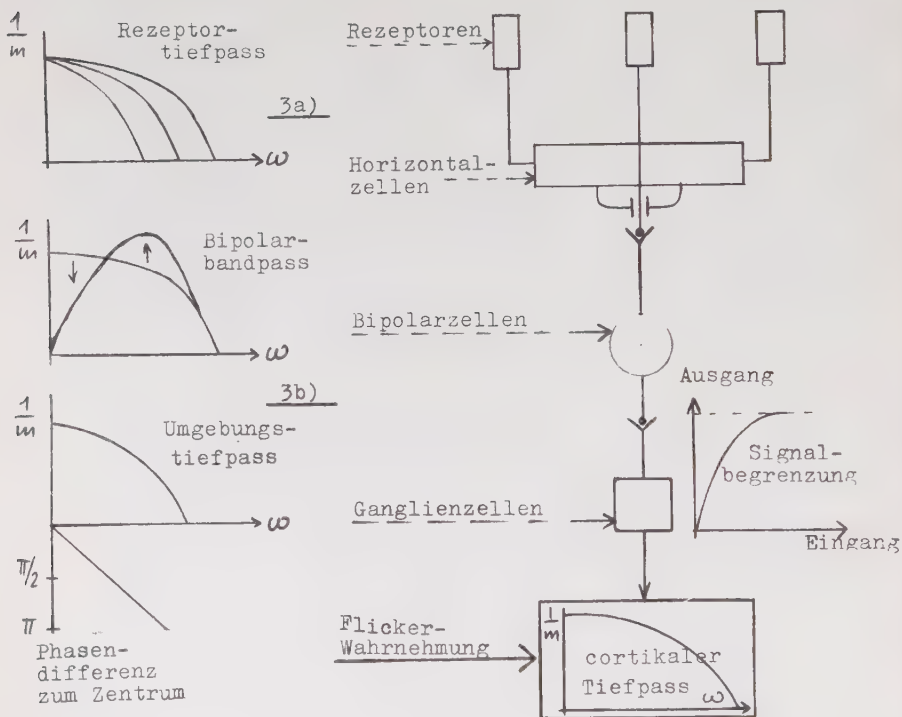
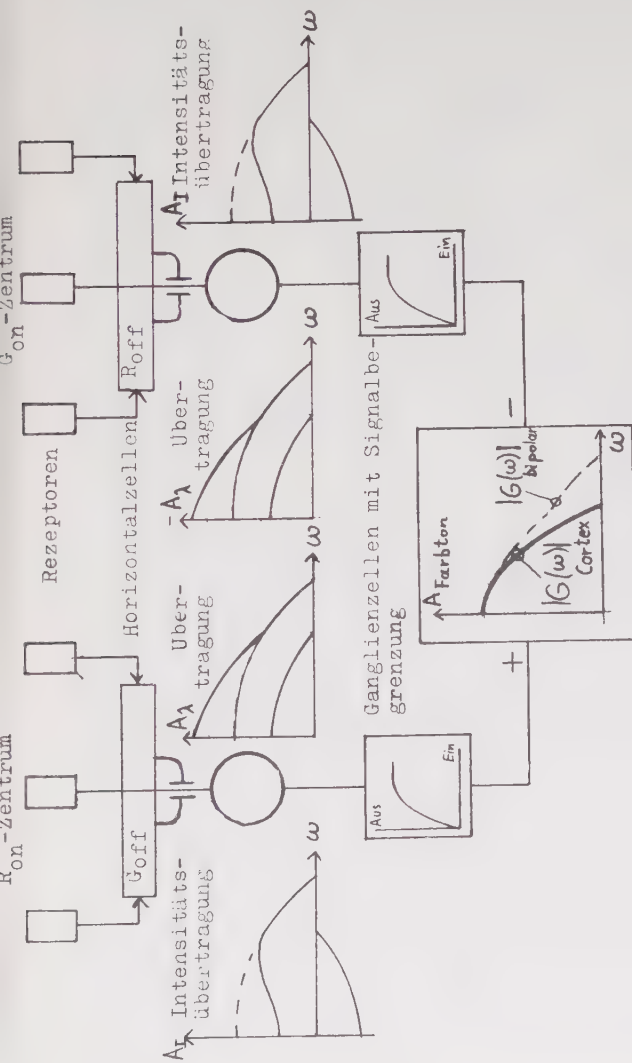


Abb. VI₃ Übertragungskette von achromatischen Zeitsignalen -Frequenz und Phasengang skizziert.

Aus einem adaptationsabhängigen Tiefpass der Rezeptoren erzeugt die Verschaltung der Bipolarzelle mit der Horizontalzellsignal-Laufzeit einen Zeit-Bandpass. Ganglienzellen begrenzen die Amplitude. Die cortikale Verarbeitung und Vorverarbeitung im CGL wird durch einen Tiefpass beschrieben mit etwa demselben Hochfrequenzabfall wie beim breitesten Bipolarbandpass.

Übertragung dagegen zeigt, wie auch im Zeitbereich -analog zum Ortsbereich, s.Kap.V, erst die cortikale Verschaltung das gemessene Zeitverhalten erklären kann:

4. Als Beispiel für die zeitliche Farbsignalbildung betrachten wir die Inkrement-Übertragung durch die R_{on} - und G_{on} -Zellen. Die Verschaltung, Abb.VI₄, ist identisch mit derjenigen, die



Cortikale Farbverrechnung
mit Tiefpassverhalten

Abb. VI₄ Farbtönenübertragung von Zeitsignalen

A_I sind die Übertragungsfaktoren von Intensitätssignalen. Diese kompensieren sich durch cortikale Subtraktion. Die chromatischen Signale A_λ werden durch den corticalen Tiefpass bei großen Frequenzen zusätzlich gedämpft.

eingeführt werden mußte, um Orts-Intensitätsanteile aus dem Farbsignal zu eliminieren (vgl. Abb.II₂₃ und Abschnitt IIC₃). Die Verarbeitung von Zeitsignalen geschieht analog: Die bandpassartig übertragenen Zeit-Intensitäts-Signale kompensieren sich in der cortikalen Verrechnungseinheit. (Gleiche Phasenverschiebungen der Signale der Unterkanäle werden in 1. Näherung vorausgesetzt). Das resultierende Ausgangssignal der cortikalen Verrechnungseinheit ist das Farb-Flicker-Signal, welches vom Farbflickerdetektor gemeldet wird. Die Zeitcharakteristik, die den afferenten Signalen schon aufgeprägt ist, besteht wie im Orts-Fall aus einem Tiefpass mit niedriger Grenzfrequenz (von den Umgebungs-Farbsignalen) und einem zweiten Tiefpass mit höherer Grenzfrequenz (von den Zentrums-Signalen). Anders als im achromatischen Fall ist beim chromatischen Signal eine erhebliche Vorverarbeitung nötig, bevor die Wahrnehmungsebene erreicht ist. Die Signal-Laufzeiten in dem chromatischen Verarbeitungsnetzwerk verlangen eine Integration über hinreichend große Zeitintervalle. Der Verarbeitungstiefpass für Farbsignale besitzt danach eine sehr viel größere Zeitkonstante als derjenige für achromatische Signale, so daß die cortikale Dämpfung der hohen Zeitfrequenzen die retinale Dämpfung (bei hinreichend hohem Leuchtdichteebene) übertrifft. Damit wird der hochfrequente Abfall für Farb-Zeit-Signale vom Cortex bestimmt! (vgl. Abb.VI₄).

5. Diese Verteilung der Zeitfilter über das Farbsystem erklärt auf einfache Art und Weise die folgende Besonderheit: Der Abfall der Dämpfung für Zeitfrequenzen des chromatischen Flickers ändert sich mit dem Modulationsgrad m (nach Piwer-netz, 1974). Ein Abfall von 12dB/Oktave bei 20% Modulationsgrad des Farbflickers wächst auf 60dB/Oktave bei 100% Modulationsgrad (für feste Farborte und feste Ortsfrequenz). Mit unserer Modell-Nichtlinearität der Ganglienzellen (Signalbegrenzung) und dem cortikalen Tiefpass, der die Zeitauflösung bei hohen Zeitfrequenzen bestimmt, ergibt sich die in Abb.VI₅ beschriebene Erklärung.

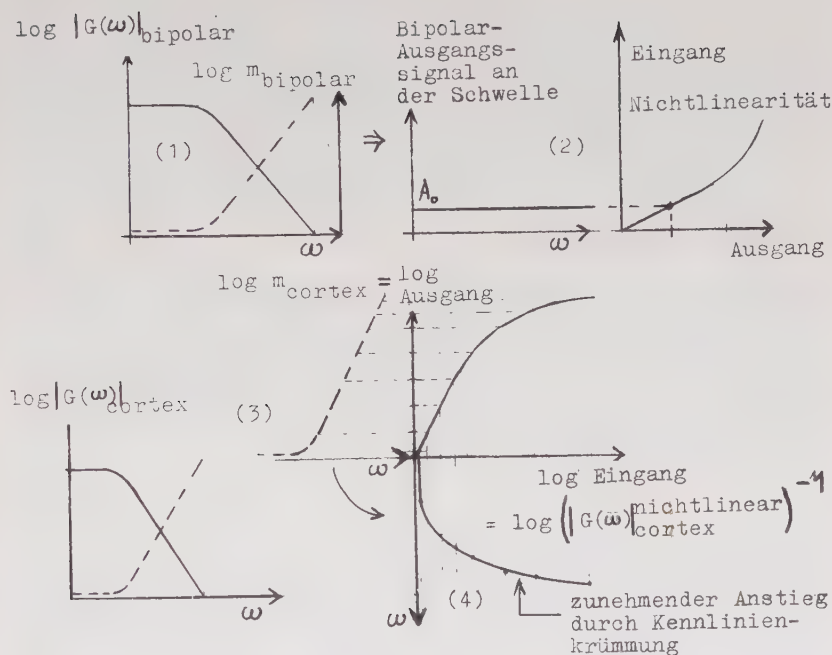


Abb. VI₅ Wirkung der Ganglienzellnichtlinearität auf die Dämpfung bei hohen Zeitfrequenzen (schematisch).

Es genügt, wenn wir einen Unterkanal betrachten. Wenn (1) den Frequenzgang der Bipolarzellen (Ausgang) darstellt, dann erzeugt die gestrichelte Eingangssignal-Kurve $\log m$ ein konstantes Ausgangssignal A_0 (2). Dieses sei das Schwellensignal. Es steuert die Ganglienzellkennlinie im linearen Bereich aus. Der cortikale Zeitfrequenzgang erfordert seinerseits für ein konstantes Schwellenausgangssignal ein Eingangssignal, das in (3) gestrichelt eingezeichnet ist. Wegen der zwischengeschalteten Ganglienzellnichtlinearität gilt nicht Gesamtfrequenzgang = $|G(\omega)|_{\text{bipolar}} \cdot |G(\omega)|_{\text{cortex}}$! Die Signalbegrenzung verzerrt den cortikalen Frequenzgang gemäß (4): Aus $|G(\omega)|_{\text{cortex}}$ wird $|G(\omega)|_{\text{cortex}}^{\text{nichtlinear}}$. Man sieht, wie mit steigender Modulation die Dämpfung zunimmt. Der Gesamtfrequenzgang läßt sich damit schreiben: $|G(\omega)|_{\text{gesamt}} = |G(\omega)|_{\text{cortex}}^{\text{nichtlinear}} \cdot |G(\omega)|_{\text{bipolar}}$.

6. Die genannten Punkte sind die Voraussetzungen für die zusammenfassende Beschreibung der Übertragung von Zeit- und Orts-Zeit-Signalen durch eine zweidimensionale Übertragungsfunktion $|G(\xi, \omega)|$ — die Kopplung im Feld der Bipolarzelle ist modellmäßig erfaßt.* Da die Orts- und Zeitfilterung durch die Bipolarfelder von ein und derselben Struktur herrührt, ist eine Separierung von Orts- und Zeit-Anteilen nicht möglich.

Die qualitativen Betrachtungen 1.-6. lassen erkennen, daß sich unser Modell auch bei der Beschreibung der Signalübertragung in der Zeit bewährt. Eine endgültige quantitative Beschreibung erfordert lediglich die Synthese geeigneter Filterfunktionen für die retinalen Kodierstufen und für die cortikale Verrechnungsstruktur.

Zusammenfassend können wir die Hoffnung ausdrücken, daß unsere detaillierte modellmäßige Erfassung der retinalen Verschaltung und Arbeitsweise zusammen mit den postulierten cortikalen Verarbeitungsstrukturen eine gute Grundlage ist für die weitere Erforschung der höheren cortikalen Leistung, die wir täglich vollbringen: Die Leistung der Mustererkennung.

* Diese Kopplung spielt beim normalen Sehvorgang eine Rolle, da sie durch Augenbewegungen ständig vorhanden ist.

experimenteller Anhang : Versuchsaufbau,
elektronische Steuergeräte

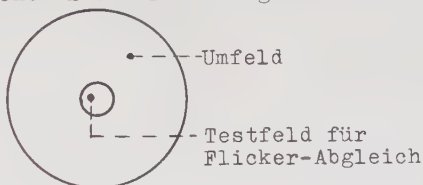
Teil A : Optischer Aufbau

Der optische Aufbau ergibt sich aus den Forderungen der Versuche von Kap. I. Danach sind verschiedene Abgleichsmethoden für heterochromatische Lichter verlangt. Ein Umfeld soll in jedem Fall für annähernd konstante Adaptationseinstellung sorgen.

1. Flicker-Abgleich

In einem großen Umfeld 6° soll ein 1° - Testfeld ausgeblendet werden. In diesem soll der Flickerabgleich zwischen 2 monochromatischen Lichtern durchgeführt werden.

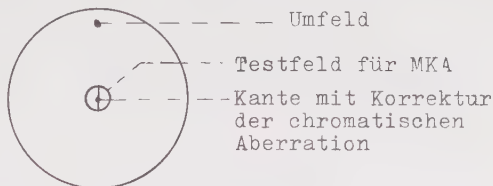
Abb.VII₁ Flicker-Reizfeld



2. Minimal-Kontrast-Abgleich (MKA)

In einem großen Umfeld $>6^\circ$ soll ein 1° -Testfeld ausgeblendet werden. Dieses Testfeld soll in zwei (Bipartit) Hälften geteilt sein mit beliebigen monochromatischen Reizlichtern. Der Übergang zwischen beiden Halbfeldern -die Kante- muß in möglichst guter Qualität auf der Netzhaut abgebildet werden. Das heißt, daß bei unterschiedlichen Wellenlängen der Halbfelder unterschiedliche Korrekturen der chromatischen Aberration des Auges möglich sein muß.

Abb.VII₂ Minimalkontrast-Reizfeld

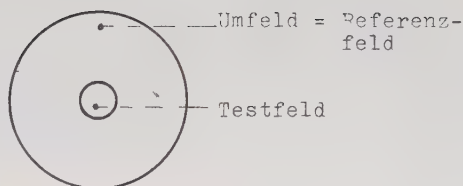


3. Direkt-Vergleich

In einem großen Umfeld $>6^\circ$, das gleichzeitig als Referenz- und als Adaptationsfeld dient, ist ein Testfeld mit 1° Durch-

messer auszublenden.

Abb.VII₃ Reizfeld für
Direktvergleich



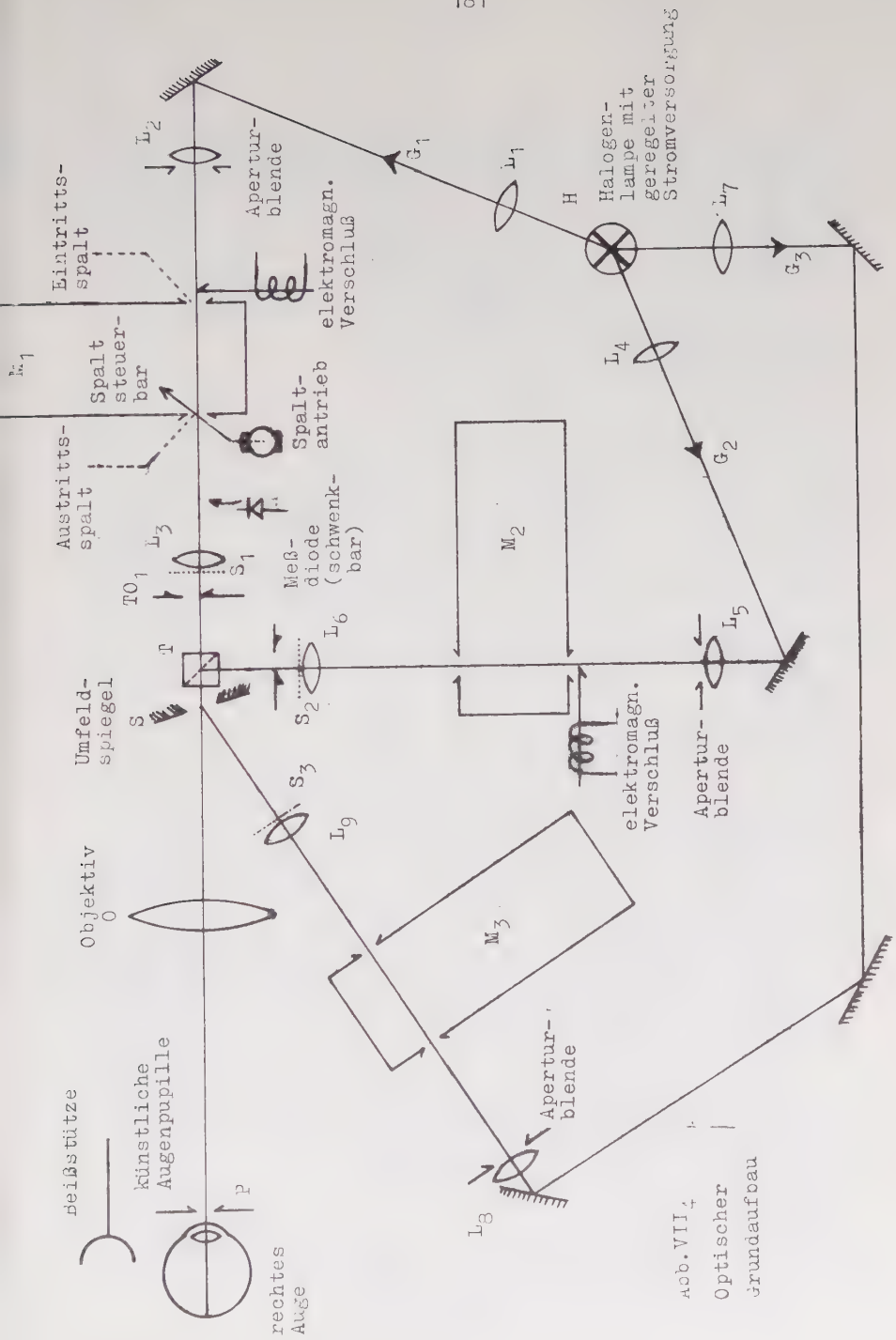
Die Forderungen 1.-3. werden durch leichte Variationen der Grundapparatur der Abb.VII₄ erfüllt.

Diese Apparatur besitzt 3 Strahlengänge G_1 , G_2 , G_3 von denen die geforderten Reizkonfigurationen 1.-3. erzeugt werden können:

Strahlengang G_1 :

Die Wendel einer Halogenlampe H, die mit stabilisiertem Strom betrieben wird, wird von den Achromaten L_1 und L_2 auf den Eintrittsspalt des Gittermonochromators M_1 abgebildet. In der Ebene von L_2 wird die Eintrittsapertur für den Monochromator so festgelegt, das das Gitter des Monochromators gerade ausgeleuchtet wird, so das ein Minimum an Streulicht im Monochromator erzeugt wird. Die interne Optik des Monochromators bildet den Eintrittsspalt auf den Austrittsspalt ab. Das austretende monochromatische Lichtbündel wird von L_3 parallelisiert. Das Objektiv O bildet dann den Austrittsspalt von M_1 und damit die Wendel der Lampe H in die Künstliche Augenpupille P ab. (Maxwellsche Beobachtungsweise). Diese Beobachtungsweise hat den Vorteil, das a. ein sehr großes Gesichtsfeld bei gegebener Leuchtdichte zur Verfügung steht und b. Testobjekte T_0 , die im Parallelstrahlbündel verschoben werden, ihre Winkelgröße nicht ändern.

Allerdings treten an den Objekträndern Fresnelsche Beugungerscheinungen auf, da die örtliche Kohärenz der Beleuchtungsquelle (Austrittsspalt) relativ gut ist. Diese Beugungsränder verhindern eine saubere Abbildung von Objektkanten auf der Retina. Daher muß durch eine Streuscheibe S die Kohärenz zerstört werden. Durch unterschiedliche Streuscheiben wurde ein Kompromiss gefunden zwischen guter Abbildung und hoher Leucht-



dicke. Letztere sinkt mit zunehmender Streuwirkung, da die Wendelabbildung in die Augenpupille durch die Streuung zerstört wird. Geeignete Streuscheiben wurden empirisch ermittelt: Durch Schleifen von Glasplatten mit Schleifpulver verschiedener Körnungen wurden verschiedene Streugrade erreicht.

Die Streuscheiben S wurden hinter dem Monochromator in der Ebene der Austrittspupille angebracht, da diese die beste Homogenität besitzt.

Strahlengang G_2 :

Dieser Strahlengang ist identisch mit dem ersten (G_1):

Die Wendel der Halogenlampe H werden über L_4 und L_5 auf den Eintrittsspalt des Monochromators M_2 über die Aperturblende A_2 abgebildet. Der Eintrittsspalt wird auf den Austrittsspalt abgebildet und dieser wiederum durch L_6 und den Strahlenteiler T und das Objektiv O auf die künstliche Augenpupille P .

Die optisch identischen Strahlengänge G_1 und G_2 dienen der Erzeugung des Testfeldes. Der dritte Strahlengang G_3 erzeugt das Umfeld.

Strahlengang G_3 :

Die Wendel der Halogenlampe H werden wie bei $G_{1,2}$ durch die Linsen L_7 und L_8 auf den Eintrittsspalt des Monochromators M_3 abgebildet. Das Austrittsbündel wird durch L_9 parallelisiert, durch die Streuscheibe S_3 partiell gestreut und über den Spiegel S durch das Objektiv O in der künstlichen Augenpupille P vereinigt.

Der Spiegel S besitzt eine Bohrung (Glasbohrer), durch die die Parallelstrahlen der Strahlengänge G_1 und G_2 hindurchtreten und so das Testfeld bilden können.

Die Variationen der Grundapparatur für die 3 Versuchsklassen werden im folgenden beschrieben:

1. Variation für die Flicker-Messungen

a. Optischer Aufbau

Der Grundaufbau von Abb. VII₄ wird benutzt. Das Umfeld wird von dem durchbohrten Spiegel S eingeblendet. Die Strahlen-

schnelle
Photo-
diode

Strom-
spannungs-
wandler

elektromagn.
Verschluß 1

Abb.VII₅

Verschluß-Steuerung

Justierung der Gleichzeitigkeit
der Strahlumschaltung mit Diode
und Oszillograph (links)

M₂

elektromagn.
Verschluß 2

Oszillograph

Rechteck-
generator

Leistungs-
verstärker

Netz-
teil

Membran
(durchbrochen)

Aluminiumrohr Verschluß

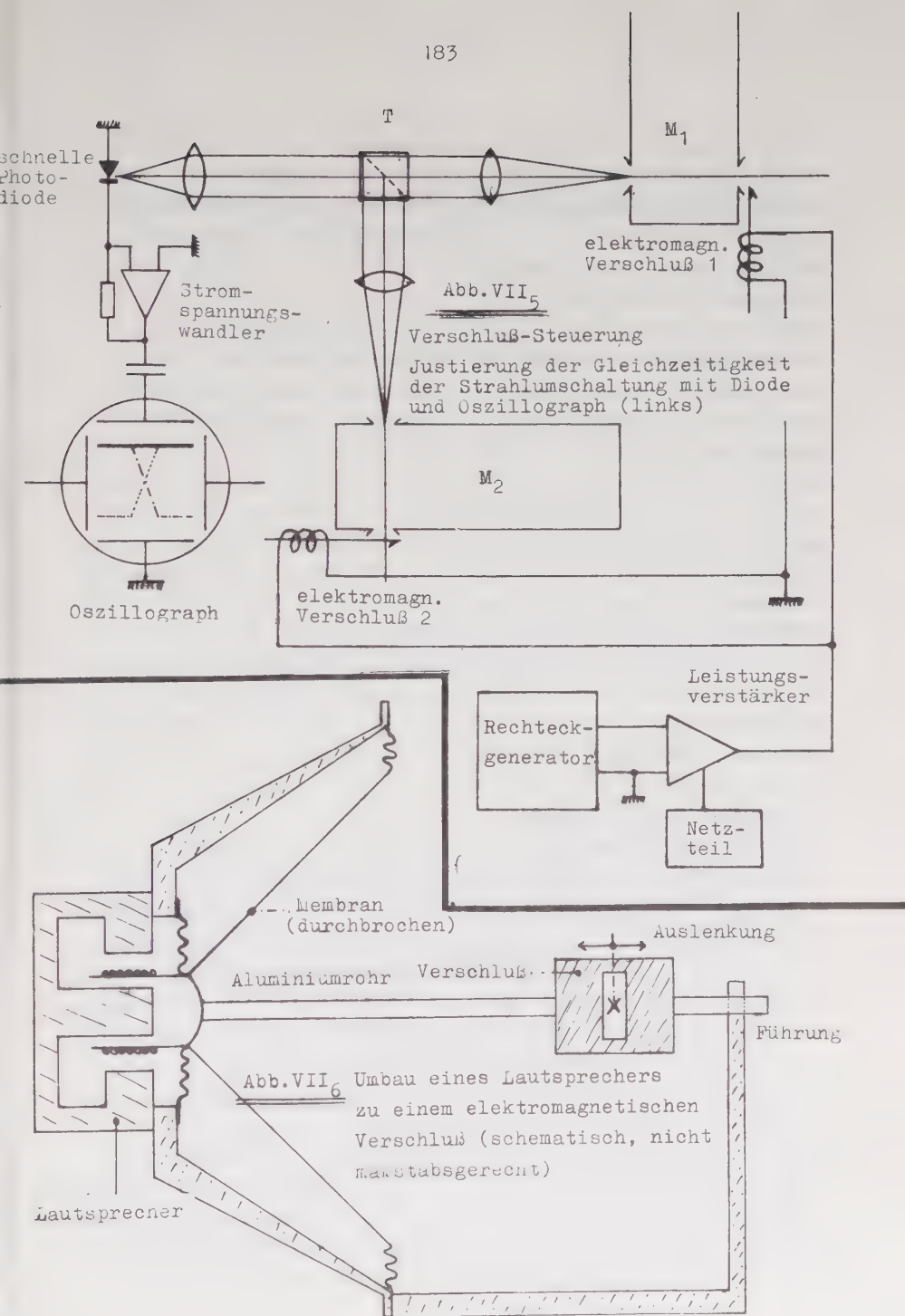
Auslenkung

Führung

Abb.VII₆

Umbau eines Lautsprechers
zu einem elektromagnetischen
Verschluß (schematisch, nicht
maßstabsgerecht)

Lautsprecher



gänge $G_{1,2}$ enthalten keine Testzeichen TO_1 und TO_2 . Der Durchmesser der Spiegelbohrung legt die Testfeldgröße von 1° fest. Heterochromatischer Testfeldflicker wird durch wechselweises Verschließen der Eintrittsspalte der Monochromatoren M_1 und M_2 erzeugt. (s. Abb. VII₅)

d. Elektromagnetische Verschlüsse

Als elektromagnetische Verschlüsse dienen nach Abb. VII₆ umgebaute Tieftonlautsprecher mit großem Hub. Diese werden von einem Gleichstromverstärker getrieben, der seinerseits von einem Rechteckgenerator angesteuert wird (s. Abb. VII₅).

e. Justierung

Durch Justierung der Lautsprecherverschlüsse im dynamischen Betrieb wurde erreicht, daß beim Umschalten von Strahlengang G_1 auf G_2 und umgekehrt keine Spitzen oder Einbrüche im Leuchtdichteverlauf auftraten. Die Überprüfung des Zeitverlaufs erfolgte hinter dem Strahlenteiler T (s. Abb. VII₅). Das Strom-Signal einer Silizium-Photodiode (PIN-10) wird durch einen Strom-Spannungswandler⁺ (Integrierter Verstärker) in ein Spannungssignal umgewandelt, welches auf einem Oszillographen ausgewertet wird. Die Lautsprecher werden so justiert, daß die abfallende Flanke von G_1 mit der ansteigenden Leuchtdichteflanke von G_2 übereinstimmt.

f. Visueller Flickerabgleich

Nach der Justierung (e) ist der Aufbau für den Flickerabgleich bereit. Die Netzhautbeleuchtungsstärke des von G_2 , M_2 erzeugten Testbildes ist konstant und dient als Referenz. Die Leuchtdichte des von G_1 , M_1 erzeugten Testbildes kann durch Änderung des Monochromatorspaltes eingestellt werden -z.B. auf Flicker-Abgleich. Die Nachlaufsteuerung zur Spalteinstellung wird weiter unten beschrieben.

2. Variation für Minimal-Kontrast-Abgleichs-Messungen

a. Optischer Aufbau

Der beschriebene Grundaufbau von Abb. VII₄ wird benutzt. Das Umfeld wird über den durchbohrten Spiegel S durch den 3. Strahlengang G_3 erzeugt.

Rasierklingschneiden TO_1 und TO_2 bilden die Bipartithälftenbegrenzung des Testfeldes. Durch unterschiedliche

Entfernungen dieser Testzeichen vom Objektiv O können die für die bipartithälften unterschiedlichen Auswirkungen der chromatischen Aberration des Auges korrigiert werden. Eine Korrekturlinse ist überflüssig.

b. Justierung

Die Justierung der Rasierklingschneiden ist sehr kritisch. Sie muß laufend überprüft werden. Die nicht strenge Geradheit der Schneidenkante erfordert es, das benutztbare Testfeld zu verkleinern. Für kurze Schneidenstücke ist die Geradheit hinreichend gut. Die Testfeldgröße wurde daher auf etwa 40 mm verkleinert (Umfeldspiegel mit kleinerer Bohrung).

c. Abgleich

Der Minimalkontrast wird durch Änderung der Leuchtdichte des vom Strahlengang G_1 über M_1 erzeugten Bildes eingestellt. Für die Einstellung wird keine Beobachtungszeit vorgeschrieben. Zwischen den Einstellungen kann das MKA-Kriterium beliebig oft neu eingeübt werden, sofern es unsicher geworden ist. Starke Ermüdungserscheinungen begrenzen die Zahl der Einstellungen einer Sitzung.

3. Variation für Direkt-Abgleich

a. Optischer Aufbau

Der Grundaufbau von Abb.VII₄ wird benutzt. Das Umfeld wird über den durchbohrten Spiegel S durch den 3. Strahlengang G_3 erzeugt. Der Strahlengang G_2 wird abgedunkelt, da er nicht gebraucht wird. Durch Brillengläser (entspiegelt) vor der künstlichen Pupille wird die Spiegelebene (Spiegel S) scharf auf der Netzhaut abgebildet, s. Abb.VII₇.

b. Abgleich

Durch Änderung des Monochromatorspaltes von M_1 wird bei konstanter Umfeldleuchtdichte das Testfeld auf gleiche Helligkeit eingestellt. Dabei wird die Aufmerksamkeit auf die Flächen von Test- und Referenz-Umfeld gerichtet. Diese Konzentration wird unterstützt von dem "ausgefranstem" Übergang zwischen Test- und Referenzfeld, der durch den unregelmäßig ausgebrochenen Rand der Spiegelbohrung erzeugt wird: ein Kantenabgleich ist damit ausgeschlossen.

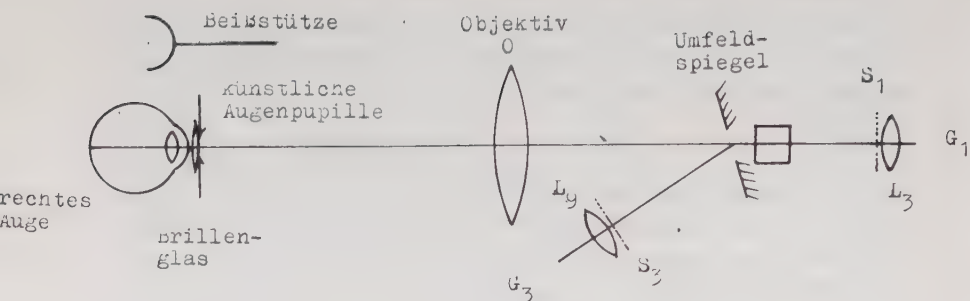


Abb. VII.7 Aufbau zum Direkt-Abgleich
(Beschreibung im Text)

Leuchtdichtemessungen

Bei allen Messungen wurde die Leuchtdichte bzw. die Netzhautbeleuchtungsstärke konstant gehalten (415 trolands).

Die Intensitäten des Referenzfeldes wurden jeweils durch Flickerphotometrie mit einem monochromatischen Eich-Reiz bei 555 nm abgeglichen. Für diesen wurde mit einem Pritchard-Photometer die Eichung durchgeführt-nach 2 Methoden:

1. Methode, s. Abb. VII.8a:

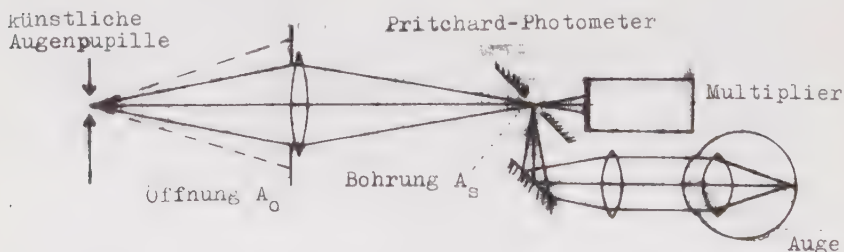
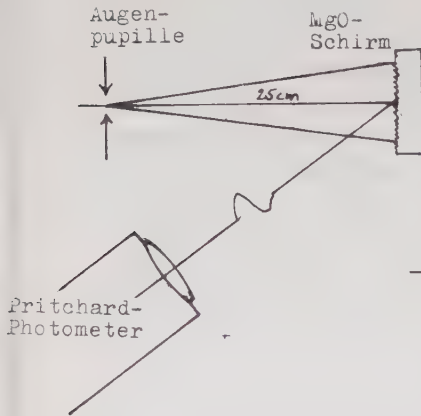


Abb. VII.8a Bestimmung der Leuchtdichte in der Ebene der künstlichen Pupille mit einem Pritchard-Photometer
Die Spiegelbohrung A_8 muß von dem Pupillenbild vollständig überdeckt sein; ebenso muß die Öffnung des Objektivs A_0 voll ausgeleuchtet sein, um die Eichung des Gerätes benutzen zu können. Die Messung ergibt für die Leuchtdichte einen Wert von $58,5 \text{ cd/m}^2$. Die Netzhautbeleuchtungsstärke ist bei einer Pupillenfläche von $7,1 \text{ mm}^2$: $58,5 \cdot 7,1 = 415 \text{ trolands}$.

2. methode, s. Abb. VII_{8b} :



Bestimmung der Leuchtdichte in der Ebene der künstlichen Pupille durch Messung der Leuchtdichte einer lambertartig streuenden Magnesiumoxydplatte, auf die die aus der Pupille auftretende Strahlung auftrifft.

Abb. VII_{8b} .

1 candela in der Pupille erzeugen in 25 cm Entfernung (Meßfall) auf der MgO -Platte (aus Pulver gepresst) die Beleuchtungsstärke

$$E = 16 \cdot I \text{ [cd/m}^2\text{]}.$$

Die Leuchtdichte B dieser Fläche ist dann

$$B = \frac{\rho}{\pi} E = \frac{\rho \cdot 16 \cdot I}{\pi}$$

wobei ρ der Reflexionsgrad der MgO-Fläche ist. Die Pupillenlichtstärke ist also:

$$I = \frac{B}{\rho \cdot 16 \pi}$$

Mit der Pupillenfläche $F \text{ [m}^2\text{]}$ ist die Pupillenleuchtdichte B_p :

$$B_p = \frac{I}{F} \text{ [cd/m}^2\text{]}$$

Mit $F = 7,1 \cdot 10^{-8} \text{ m}^2$ und $\rho = 0,95$ und dem Meßwert für die MgO-Schirm-Leuchtdichte $B = 0,00195 \text{ cd/m}^2$ ergibt sich eine Pupillenleuchtdichte von $B_p = 58 \text{ cd/m}^2$.

Die resultierende Netzhautbeleuchtungsstärke ist dann

$$58 \cdot 7,1 = 410 \text{ trolands .}$$

Für die relativen Leuchtdichtemeßwerte, die bei den Versuchen benötigt werden, kann hinter dem Monochromatorspalt von M_1 eine Siliziumdiode in den Strahlengang geschwenkt werden, so daß das gesamte aus dem Spalt austretende Lichtbündel auf die aktive Diodenfläche fällt. Der Photostrom wird über einen Stromspannungswandler in Spannungswerte umgesetzt, die von einem Digitalvoltmeter gemessen werden. Bei der Anordnung ist zu beachten, daß die Diode im linearen Kennlinienbereich arbeitet, was durch ausreichende Leerlaufverstärkung des Operationsverstärkers (> 50000) gewährleistet ist.

Teil B : Meßmethoden (Ergebnisse der Vorversuche)

In Vorversuchen wurde die Brauchbarkeit von 2 Meßmethoden untersucht: 1. Methode der erzwungenen Antwort (forced choice)

2. Einstellmethode

1. Bei der forced-choice-Methode wird ein konstanter Referenzreiz dargeboten und die Leuchtdichte des Testreizes in diskreten Schritten variiert, s. Abb. VII₉. Die Versuchsperson gibt entweder die Antwort : "Das Testfeld ist heller als das Referenzfeld" oder "Das Testfeld ist dunkler als das Referenzfeld". Die Verteilung der relativen Häufigkeiten der ja bzw. nein-Antworten ist eine gaußsche Summenhäufigkeitsfunktion, aus der Mittelwert und Streuung bestimmt werden kann. Der Mittelwert ist ein Maß für den Abgleichsleuchtdichtewert ; die Streuung ist ein Maß für die visuelle Schwelle.

Die Anwendung dieser Methode erfordert die Möglichkeit einer Alternativentscheidung. Daher ist sie nur beim Direkt-Helligkeitsvergleich anwendbar. Flicker- und Minimalkontrast-Messungen erfordern eine Minimumseinstellung; Abweichungen davon sind nach ihrem Vorzeichen nicht erkennbar.

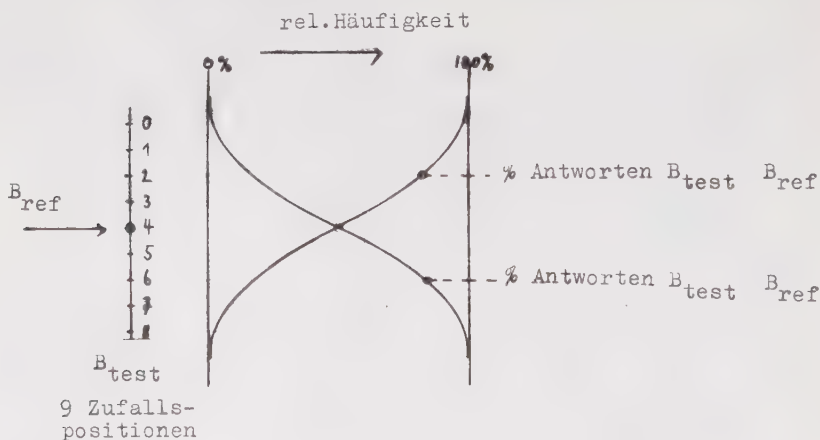


Abb. VII₉ Methode der erzwungenen Antwort beim Direktver-
Direktvergleich

2. Die Einstellmethode gibt dem Beobachter eine sehr große Freiheit gegenüber der Methode der erzwungenen Antwort. Dadurch, daß nur solche Einstellungen gewertet werden, die dem Beobachter auch bei einer Nachprüfung als "gut" erscheinen, wird die Streuung der Abgleichswerte verringert. Flicker- und Kantenabgleichswerte können nur nach dieser Methode gewonnen werden.

Ein Vergleich zwischen beiden Meßmethoden bei der Anwendung beim Direkt-Helligkeits-Abgleich zeigt, daß die statistischen Darbietungen bei forced-choice i.a. keine Verbesserung darstellt:

Bei großen Wellenlängenunterschieden zwischen Test- und Referenzreiz wird bei der statistischen Darbietung das Gleichhell-Kriterium unsicher, so daß die Messung unzuverlässig ist.

Bei der Einstellmethode wird -sobald der Beobachter das Gefühl hat, das Kriterium verloren zu haben- durch beliebiges Ändern der Testfeldleuchtdichte (und die Wahrnehmung eindeutiger Helligkeitsunterschiede) das Kriterium neu gelernt.

Zusammenfassend wurde aus diesen Vorversuchen der Schluß gezogen, für alle Messungen die Einstellmethode zu verwenden.

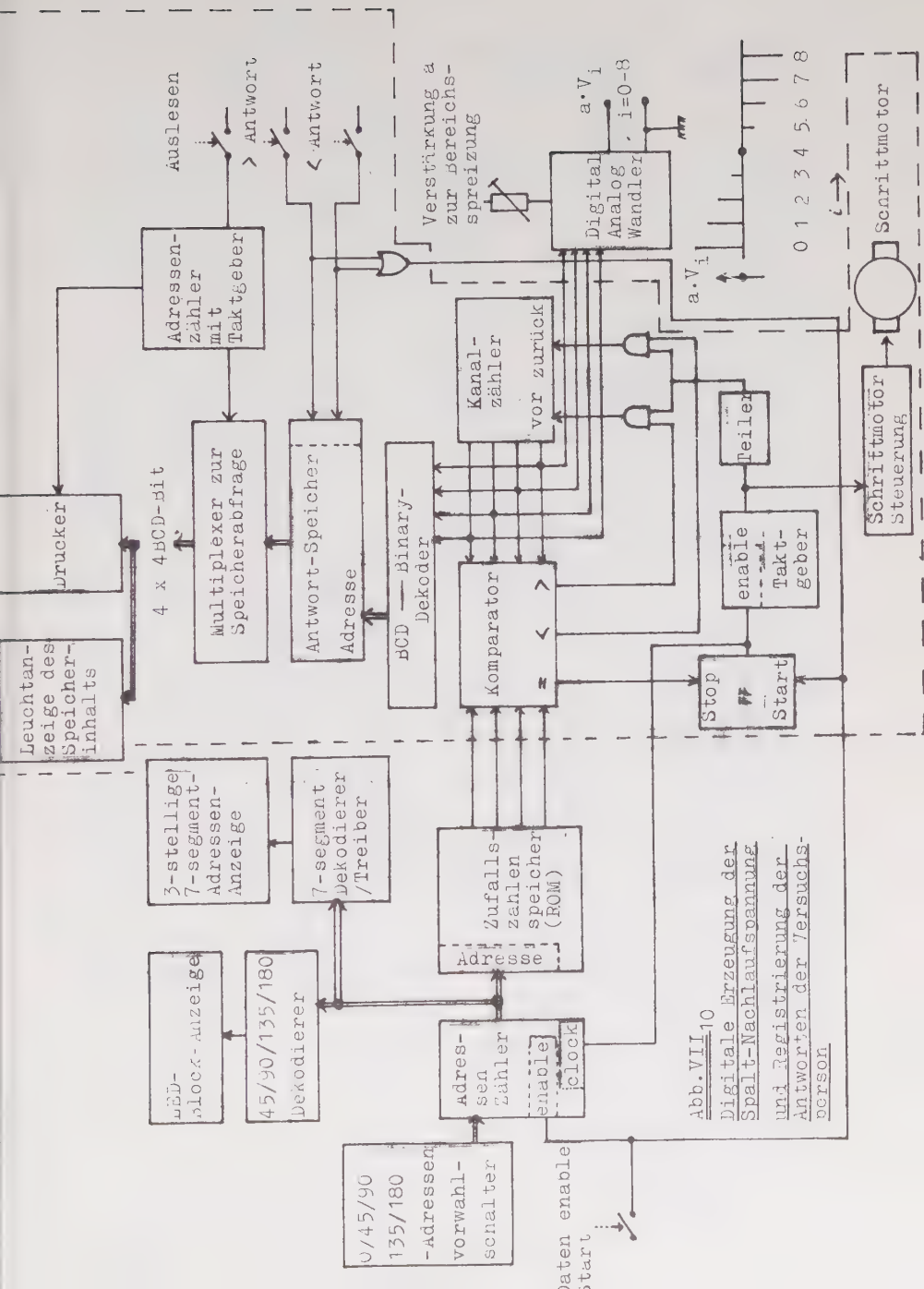
Teil C : Apparaturen für die Vor- und Hauptversuche

1. Digitale Steuerung der Testfeldleuchtdichten für die Realisierung der forced-choice-Methode beim Direkt-Helligkeitsvergleich.

In Abb.VII₁₀ ist das vereinfachte Blockschaltbild der Anlage dargestellt. Der gestrichelt umrahmte Teil war bereits vorhanden, als die Experimente geplant wurden (s.Bauer, 1972). Er wurde erweitert um den Zufallszahlenspeicher (ROM) mit entsprechender Adressierung (und Vorwahl)-Zeichnung links. Die Zahl dieses Speichers wird umgesetzt in die Spaltstellung des Testfeld-Monochromators.

Durch geeignete Anordnung der 9 unterschiedlichen Zufallszahlen in Blöcken zu je 45 Zahlen wird erreicht, daß jeder Meßkanal (Spaltstellung) 10 mal innerhalb eines Blockes dargeboten wird. Damit die Reihenfolge der Darbietungen nicht gelernt werden kann, ist es möglich, durch die Vorwahl (A (Adressenvorwahlschalter) die 5 Blöcke mit den Anfangsadressen 0, 45, 135, 180 in beliebiger Reihenfolge darzubieten. Zur Steuerung des Spaltes wird nicht der in der alten Anlage vorhandene Schrittmotor benützt, sondern ein Gleichstrommotor mit hohem Anlaufdrehmoment (Scheibenläufer); die Schnelligkeit der Spalteinstellung wird dadurch verbessert. Eine weiter unten beschriebene Nachlaufsteuerung erhält die Nachlaufspannung durch einen D-A Wandler (Abb.VII₁₀ rechts), der die Stellung des Kanalzählers, die vor jeder Darbietung dem Inhalt des Zufallszahlenspeichers entspricht, in eine Gleichspannung umwandelt. Am Ausgang dieses Gerätes liegen die gewünschten 9 Spaltpositionen also in Form von Spannungsstufen vor.

Die erzeugten Antworten "Testfeld heller" oder "Testfeld dunkler" der Versuchsperson werden wie in der vorangegangenen Arbeit beschrieben (Bauer, 1972), im Festkörperspeicher gespeichert und auf Wunsch über einen Multiplexer durch einen Drucker ausgegeben.



2. Analoge Nachlaufsteuerung für die Spalteinstellung des Testfeldmonochromators M_1 .

Die von dem D-A Wandler der Digital-Apparatur (Abb.VII₁₀) erzeugten 9 diskreten Spannungswerte werden durch die Nachlaufsteuerung in Spaltöffnungswerte umgewandelt, s. Abb.VII₁₁. bei Abschaltung des Digital-Eingangs ermöglicht es die Handsteuerung über das 10. Wendel-Potentiometer P , ebenfalls von Hand beliebige Spaltbreiten einzustellen. Nach der Verwerfung der forced-choice-Methode wird diese Betriebsart bei den Versuchen angewendet.

Als Stellglied wurde ein Scheibenläufer verwendet, da durch die geringe Trägheit eine schnelle Einstellzeit erzielt wird (ein Getriebe entfällt, die Kraftübertragung erfolgt über Zahnriemen).

Um das hohe Anfangsdrehmoment des Motors auszunutzen, ist eine Impulssteuerung anzuwenden:

Differenzen zwischen der Nachlaufspannung U_{soll} und der Ist-Spannung U_{ist} des Spaltpotentiometers werden in einem Differenzverstärker verstärkt. Die resultierende Spannung wird in Impulsbreiten umgesetzt (Pulsbreitenmodulation), die über einen Impulsverstärker den Motor M antreiben. Für beide Drehrichtungen ist ein Gegentaktsystem erforderlich; daher existieren 2 Modulatoren. Diese sind in üblicher Weise aus einem Sägezahn-generator und einem Komparator aufgebaut. Die Komparatoren wurden mit einer Hysterese versehen, um kurze Impulse, die den Motor nicht bewegen, die allerdings diesen laut brummen lassen (Störung der Konzentration bei den Messungen) zu eliminieren.

Mit Ausnahme des Impulsverstärkers, der wegen der hohen Leistung aus Einzelteilen aufgebaut wurde, sind alle anderen Stufen aus Operationsverstärkern konstruiert worden.

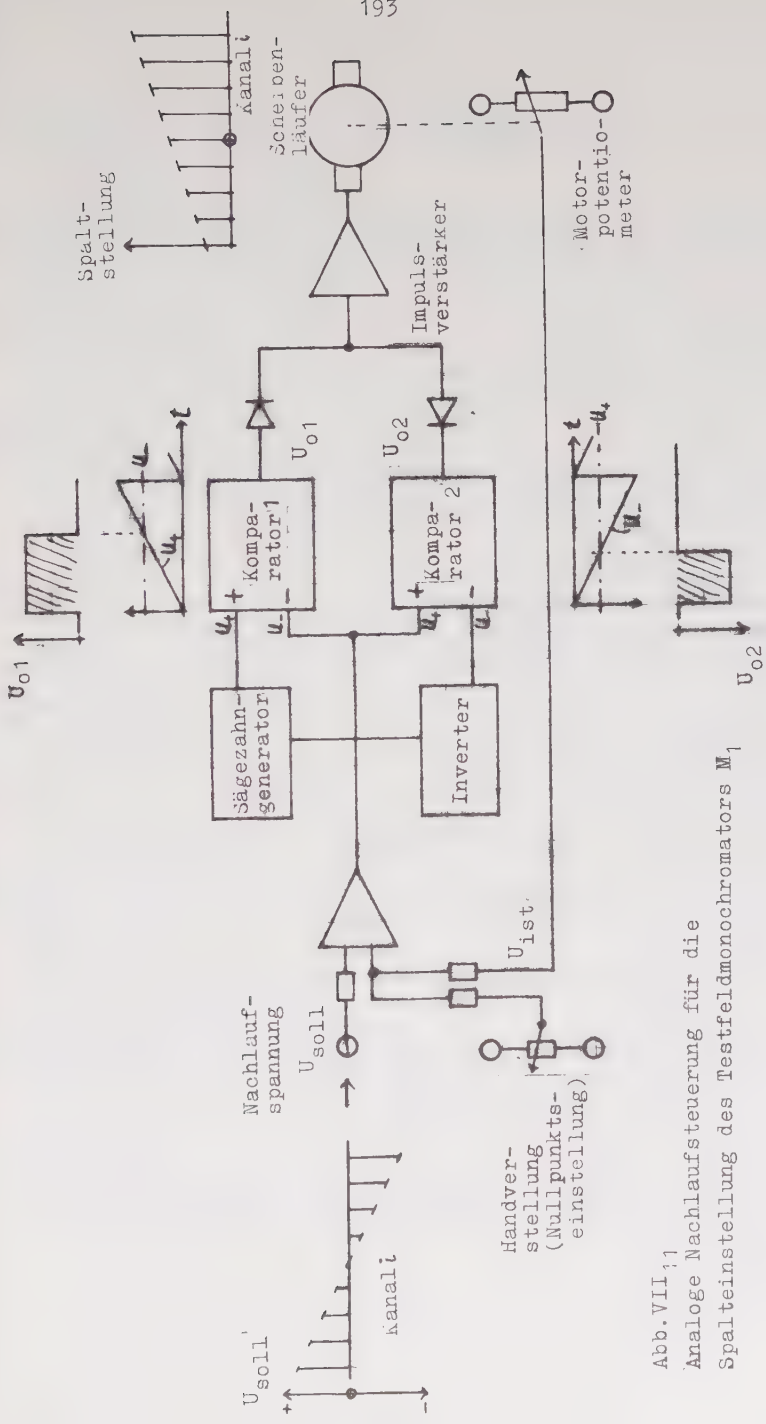


Abb. VII, 1
 Analoge Nachlaufsteuerung für die
 Spalteinstellung des Testfeldmonochromators M_1

Literaturverzeichnis

Bauer, 1972

Messungen von Wellenlängenunterschiedsschwellen an Feldern
kleiner Ausdehnung -Diplomarbeit(IMO)

Bezold, 1873

-zitiert in Walraven, 1962, s.u.

Brücke, 1878

-zitiert in Walraven, 1962, s.u.

Boynton, 1973

Implications of the minimally distinct border
J.Opt.Soc.Am. 63, N°9, p.1037-1043

Boynton und Whitten, 1970

Visual Adaptation in Monkey Cones : Recordings of Late
Receptor Potentials
Science, 170, p.1423-1426

Brückner, 1927

ZS.f.Sinnesphysiol. 58, 322, 1927 -zitiert in Trendelen-
burg Kap.IX S.123

DeValois, 1966

Analysis of Response Patterns of LGN-Cells
J.Opt.Soc.Am. 56, N°7, p.966-977

DeValois, 1972

Processing of intensity and wavelength information by the
visual system
Investigative Ophthalmology 11, N°6, p.417-426

DeValois, 1971

Contribution of Different Lateral Geniculate Cell Types to
Visual Behavior
Vis.Res.Suppl.3: 383-396, 1971

DeValois und Pease, 1971

Contours and Contrast : Responses of Monkey Lateral Genicu-
late Nucleus Cells to Luminance and Color Figures
Science 171, p.694-696

Dow, 1974

Functional Classes of Cells and their Laminar Distribution
in Monkey Visual Cortex

J.Neurophysiol., Sept.1974, p.927-946

Dowling, 1967

The Site of Visual Adaptation

Science 155, p.273-279

Dowling und Weblin, 1971

Synaptic Organisation of the Vertebrate Retina

Vis.Res.Suppl.3, p.1-15

Enroth-Cugell und Robson, 1966

The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of
the cat.

J.Physiol.187, 517-552

Fry, 1974

Relation of Macular Pigment and Photoreceptor Distribution
to the Perception of a Brightness Difference

Amer.J.Optom. & Physiol.Optics 51, N^o4, p.241-251

Fedorowa, 1941

- zitiert in J.Segal: Mechanismus des Farbensehens, Jena, 1957

Freund

-in Handbook of Sensory Physiology VII/3, Springer Verlag

Central Vis. Inf. B, Ch.18

Fuortes, 1972

Responses of cones and horizontal cells in the retina of
the turtle

Investigative Ophthalmology 11, N^o5, p.275-284

Gerrits und Vendrik, 1970

Simultaneous Contrast. Filling-in Process and Information
Processing in Man's Visual System

Exp.Brain Res.11, p.411-430

Gouras, 1968

Identification of Cone Mechanisms in Monkey Ganglion Cells

J.Physiol. 199, p.533-547

Green und Fast, 1971

On the appearance of Mach-Bands in Gradients of varying color
Vis.Res.(1971), , p.1147

Grüsser, 1971

-zitiert in Handbook of Sensory Physiology VII/3, S.547, Fig.52
Springer Verlag

Guth, 1969

On Luminance Additivity and related Topics
Vis.Res. 9, p.537-575

Hammond, 1973

Contrasts in spatial organisation of receptive fields at
geniculate and retinal levels: Centre, Surround, and
Outer Surround
J.Physiol. 228, p.115-137

Hammond, 1971

Spatial organisation of receptive fields of LGN-neurons
Physiological Society, December 1971, 53P

Hagins, 1971

-zitiert in Handbook of Sensory Physiology VII/2, S.509
Springer Verlag

Hassenstein, 1967

Modellrechnung zur Datenverarbeitung beim Farbensehen des
Menschen
Kybernetik 4.Bd., H.6, 1968, S.210 ff

Helmholtz, 1911

Handbuch der physiologischen Optik, 3Bde. Leipzig

Hering, 1925

Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. In: Graefe-Sämisch
Handbuch d.ges.Augenheilkunde Bd.III, Berlin

Hilz und Cavanius, 1970

Sehschärfe bei Farbunterschieden ohne Helligkeitsunter-
schiede
Vis.Res. 10, p.1393-1398

Horst, 1969

Fourier Analysis and Color Discrimination
J.Opt.Soc.Am. 59, N^o12, p.1670-1676

Horst, 1967

Transfer of spatial color contrast

J.Opt.Soc.Am., October 1967, p.1263

Horst und Bouman, 1967

On Searching for "Mach-Band Type" Phenomena in colour vision

Vis.Res. 7, p.1027-1029

Hubel und Wiesel, 1966

J.Neurophysiol.(1966), , p.1115-1156

Hurvich und Jameson, 1955

Some quantitative Aspekts of an Opponent-Colors Theory.

I.Chromatic Responses and Spectral Saturation.

J.Opt.Soc.Am. 45, N^o 7, p.546-552

Kaiser, Herzberg und Boynton, 1971

Chromatic border distinctness and its relation to saturation

Vis.Res. 11 , p.953-968

Kaneko, 1970

-zitiert in Handbook of Sensory Physiology VII/2, Ch.13, S.514

Springer Verlag

Koffka und Harrower, 1931

-zitiert in Hilz und Cavonius, 1970

+ Korn und Seelen, 1972

Dynamische Eigenschaften von Nervennetzen im visuellen System

Kybernetik Bd.10, H.2, 1972, p.64-77

König, 1929

Physiologische Optik, Leipzig

v.Kries, 1882

Die Gesichtsempfindungen u. ihre Analyse, Leipzig

Suppl. zu Du Bois Archiv -zitiert in König, 1929, s.o.

Leibovic, 1971

On the retinal Basis of Visual Adaptation

Kybernetik, Bd.9, H.3 , p.96-111

Levick, Cleland, Dubin, 1972

Lateral geniculate neurons of cat: Retinal inputs and physiology

Investigative Ophthalmology 11, N^o5, p.302-311

+ Kohlrausch, 1923

Pflügers Archiv Bd.200 , 1923, S.210

Liebman, 1927

-zitiert in Hilz und Cavonius, 1970

Mach, 1921

Die Prinzipien der physikalischen Optik, Leipzig

Maxwell

-zitiert in Helmholtz: Physiologische Optik

Michael, 1968

Receptive Fields of Single Optic Nerve Fibers in a Mammal
with an All-Cone Retina. III. Opponent Color Units.

J. Neurophysiol. (1967), 31, p. 268-282

Newton, 1730

Opticks (1952 -Dover Publication)

Norman und Weblin, 1974

Light and Dark Adaptation of Vertebrate Rods and Cones

J. Gen. Physiol. 63, p. 38-57

Piwernetz, 1974

-IMO-Diplomarbeit

Purdy, 1931

-zitiert in Walraven, 1962

Rodieck u. Stone, 1964

Response of Cat Retinal Ganglion Cells To Moving
Visual Patterns

J. Neurophysiology, 1964, S. 819-832

Rushton, 1972

The Ferrier Lecture, Visual Adaptation

Proc. Roy. Soc. B 162: 20-46

Sachs, Nachmias und Robson, 1971

Spatial Frequency Channels in Human Vision

J. Opt. Soc. Am. 61, N°9, p. 1176-1186

Schrödinger, 1920

Grundlinien einer Theorie der Farbenmetrik im Tagessehen

Annalen der Physik N°21 B&63, S. 397-456 und s. 481-521

Singer und Creutzfeld, 1970

Reciprocal lateral inhibition of on- and off-centre neurones in the lateral geniculate body of the cat.

Expl.Brain Res. 10, p.311-330

Tomita, 1969

-zitiert in Handbook of Sensory Physiology VII/2, S.493, Fig.15
Springer Verlag

Toyoda, 1969

-zitiert in Handbook of Sensory Physiology VII/2, S.496
Springer Verlag

Wald, 1967

Blue-Blindness in the Normal Fovea

J.Opt.Soc.Am. 57, N°11, p.1289-1303

Walraven, 1962

On the Mechanisme of Colour Vision

Promotion Soesterburg

Walraven, 1973

Theoretical Models of the Colour Vision Network

In: Colour 73 , p.11-18

Werblin, 1970

Adaptation in a Vertebrate Retina: Intracellular Recording in Necturus.

J.Neurophysiol. (1970), p.228-241

Werblin, 1974

Control of Retinal Sensitivity II. Lateral Interactions of the Outer Plexiform Layer

J.Gen.Physiol. 63, p.62-87

Werblin und Copenhagen, 1974

Lateral Interactions at Inner Plexiform Layer

J.Gen.Physiol. 63, p.106

Wagner und Boynton, 1972

Comparison of four Methods of Heterochromatic Photometry

J.Opt.Soc.Am. 62, N°12 , p.1508-1515

Wild und Bouman, 1968

The Dependence of Bezold-Brücke Hue Shift on Spatial
Intensity Distribution

Vis.Res. 8, p.303-313

Wright, 1936

Researches on Normal and Defective Colour Vision
Mosby, St.Louis

Herrn Prof.R.Röhler bin ich für seine großzügige Unterstützung dieser Arbeit und für seine hilfreiche Kritik sehr dankbar.

Herrn Prof.Schober bin ich zu Dank verpflichtet, da durch ihn mein Interesse auf den Problemkreis der Reizverarbeitung durch das visuelle System gelenkt wurde.

Meiner Frau Ursula danke ich für ihre Hilfe beim Schreiben und Korrigieren des Manuskriptes.

Allen übrigen, die mich mit Rat und Tat unterstützt haben, sei an dieser Stelle ebenfalls gedankt.

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 50 "Kybernetik" unterstützt.

Lebenslauf

Am 24.7.1946 wurde ich als Sohn des Bauingenieurs Wilhelm Bauer und seiner Ehefrau Emilie, geb. Hase-
mann, in Unna geboren. In unserem Wohnort, Heeren-
Werve besuchte ich von 1953 bis 1957 die Volksschule.
Danach wechselte ich auf das Neusprachliche Gymnasium
in der nahen Kreisstadt Unna über. Nach dem Abitur
(Frühjahr 1966) immatrikulierte ich mich an der
Wilhelms-Universität in Münster für Physik. Nachdem
ich dort im Februar 1968 das Vordiplom abgelegt hatte,
wechselte ich im Herbst 1968 den Studienort: Ich setzte
das Physikstudium an der Ludwig-Maximilians-Universität
in München fort, wo ich von Herbst 1970 bis Herbst 1971
im Institut für medizinische Optik eine Diplomarbeit
über Probleme der Farbwahrnehmung erarbeitete und
mein Hauptdiplom ablegte (November 1971).
In der vorliegenden Dissertation (Beginn 1972) habe
ich Vorstellungen über die Funktionsweise des visuellen
Systems entwickelt.

